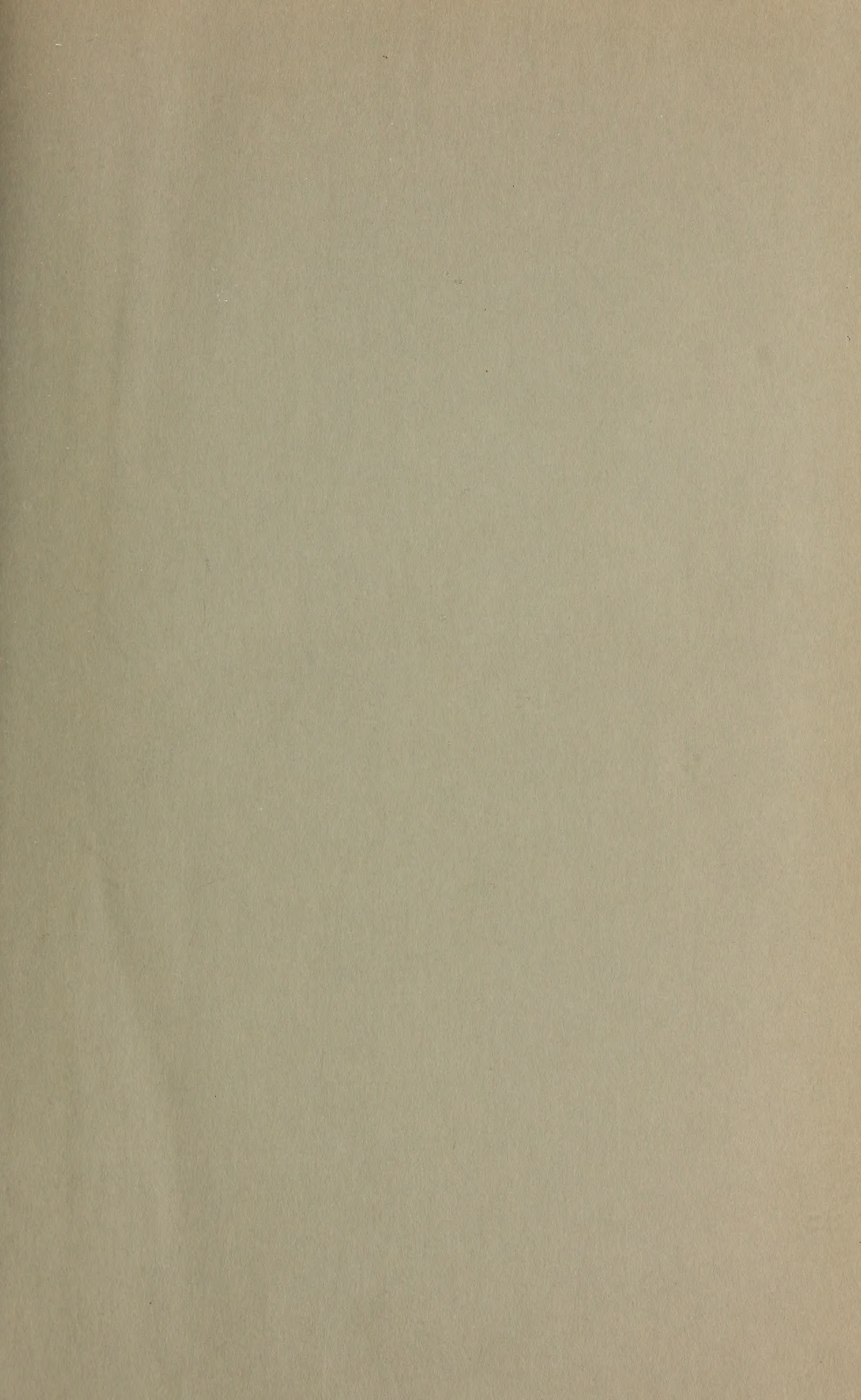
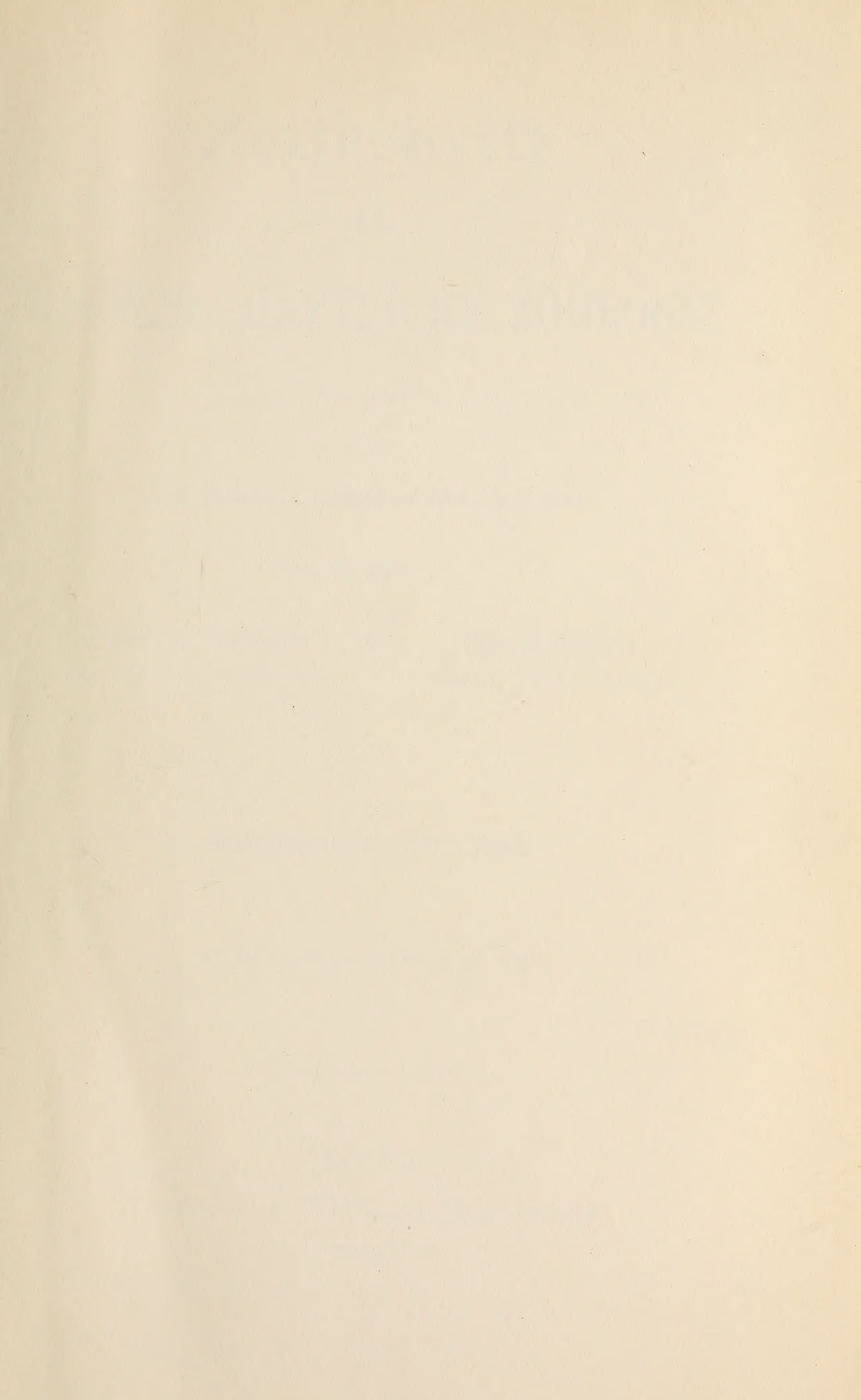












Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und Albert v. Kölliker

herausgegeben von

Albert v. Kölliker und **Ernst Ehlers**

Professor a. d. Universität zu Würzburg — Professor a. d. Universität zu Göttingen

Dreiundsiebzigster Band

Mit 40 Tafeln und 11 Figuren im Text

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1903.

Inhalt des dreiundsiebzigsten Bandes.

Erstes Heft.

Ausgegeben den 2. December 1902.

Zweites Heft.

Ausgegeben den 23. December 1902.

Drittes Heft.

Ausgegeben den 20. Januar 1903.

Viertes Heft.

Ausgegeben den 31. März 1903.

Beiträge zur Kenntnis der Regenerationsvorgänge bei den limicolen Oligochäten.

Von

Max Abel

aus Hamburg.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit Tafel I—III und 2 Figuren im Text.

Einleitung.

Im Verlauf der letzten Jahre wurden die Regenerationsvorgänge an Oligochäten und anderen Anneliden wiederholt studirt (von v. WAGNER, HESCHELER, MORGAN, RIEVEL, HEPKE, KORSCHELT, HAASE, SCHULTZ u. A.), und zwar sowohl im Hinblick auf die äußeren Neubildungsvorgänge, als auch bezüglich der Entstehungsweise der einzelnen Organsysteme. Wenn hier trotzdem auf diesem Gebiet eine Neubearbeitung geboten wird, so waren die Gründe für dieselbe die folgenden.

Im Vordergrund des Interesses stand bisher zumeist die Erörterung der Frage, wie verhalten sich die bei der Regeneration ablaufenden Bildungsvorgänge zu der Embryonalentwicklung? Verläuft die regenerative Organogenese den embryonalen Processen stets völlig homolog, oder können die Organe bei der Regeneration aus einem anderen Keimblatt als bei der Ontogenese entstehen, bezw. weisen sie eine andere Bildungsart auf, als dies bei der Embryonalentwicklung der Fall ist? Nimmt man die letztere als Richtschnur, so ist die Frage, wie sich die Organe bei der Regeneration anlegen und ausbilden, von den Autoren sehr verschiedenartig nicht nur für verschiedene, sondern auch für die gleichen Objekte beantwortet worden. Für ein Organ zwar, nämlich für den Pharynx, wurde eine ziemliche Übereinstimmung erzielt; derselbe geht ontogenetisch bei den Oligochäten unzweifelhaft aus dem Ektoderm hervor (WILSON, ROULE,

Kowalevsky, Vejdovský, Hoffmann), bei der Regeneration hingegen konnte er von einer Reihe von Forschern auf das Entoderm zurückgeführt werden (v. Wagner, Rievel, Haase, Hescheler, v. Bock, Galloway, Kroeber), so dass also in dieser Beziehung thatsächlich eine von der Ontogenie abweichende Entwicklungsweise dieses Organs zu konstatiren ist. Völlige Übereinstimmung besteht freilich auch in dieser Hinsicht nicht, indem Hepke z. B. den Pharynx vom Ektoderm aus entstehen ließ. In Betreff der Neubildung des übrigen Vorderdarmes und des Enddarmes, sowie des Nervensystems haben die bisher vorliegenden, zahlreichen Untersuchungen durchaus nicht zu gleichen Ergebnissen geführt, sondern stehen vielmehr zum großen Theil zu einander in direktem Gegensatz. Einige Beispiele mögen hier kurz angeführt sein: Nach Bülow, v. Bock und v. Wagner ist die Anlage des Bauchmarkes bei der Regeneration, wie es allgemein auch für die Entwicklungsgeschichte angenommen wird, paarig, während Semper, Hepke und Haase den Bauchstrang aus einer unpaaren Ektodermwucherung regeneriren lassen. Ähnliche Differenzen existiren bezüglich der Angaben über die regenerative Neubildung des Enddarmes, indem derselbe nach v. Kennel, v. Zeppelin, Randolph, Hepke und Haase aus dem Ektoderm, nach v. Wagner, Rievel und v. Bock hingegen aus dem Entoderm entsteht. Zum Theil beschreiben die Autoren ferner eine Neuentstehung des Afters durch einfache Verlöthung der Darm- und Körperwand (Michel), zum Theil jedoch einen Verschluss derselben und einen erst sekundär stattfindenden Durchbruch des Darmes. Beide an derselben Species neben einander auftretende Regenerationsmodi des Afters hat Schultz an Polychäten (*Harmothoë*, *Nephthys* u. A.) festgestellt, während ähnliche Beobachtungen an Oligochäten bisher nicht gemacht worden sind. In Bezug auf den Vorderdarm verhält sich die Sache ähnlich, indem für die gleichen oder nahe verwandten Objekte dessen vorderste Partien sowohl auf das Ektoderm, wie auf das Entoderm zurückgeführt wurden.

In Anbetracht dieser Meinungsverschiedenheiten schien es nun erwünscht, durch eine nochmalige sorgfältige Untersuchung einiger schon früher studirten Objekte eine Klärung der betreffenden Fragen herbeizuführen, und diese wenn möglich zu geben, war die Veranlassung zu der vorliegenden Arbeit.

Bekanntermaßen ist das Regenerationsvermögen nicht nur der Anneliden im Allgemeinen, sondern auch der terricolen und limicolen Oligochäten ein ziemlich verschiedenartiges, und es

erschien mir auch nach dieser Richtung zweckmäßig, die von Bülow, Hescheler, Korschelt, Haase, v. Wagner u. A. aufgenommenen Versuche weiter zu führen. Dazu bot sich mir bei Ausführung meiner übrigen Untersuchungen die Gelegenheit von selbst, und ich bin daher auch diesbezüglich in der Lage, als Ergebnisse einer größeren Zahl von Experimenten eine Reihe von Angaben vorzulegen, welche die bisherigen, wie mir scheint, in wünschenswerther Weise ergänzen.

Meine Untersuchungen wurden vom Herbst 1900 bis zum Winter 1901 in dem zoologischen Institut der Universität Marburg ausgeführt. Dem Leiter desselben, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Korschelt, spreche ich an dieser Stelle für das meiner Arbeit stets entgegengebrachte rege Interesse meinen besten Dank aus.

Material und Methode.

Als Objekte meiner Studien benutzte ich zwei Vertreter der limicolen Oligochäten, *Tubifex rivulorum* und *Naïs proboscidea*, die gleichen Species, an denen auch Rievel und Haase ihre Regenerationsuntersuchungen vorgenommen haben. Beide Würmer sind nämlich für diese Zwecke höchst geeignete Objekte, da sie einerseits außerordentlich regenerationsfähig sind und sich andererseits wegen der verhältnismäßigen Größe ihrer Zellen auch zur mikroskopischen Untersuchung sehr gut eignen. Die Zahl der gebrauchten Versuchsthiere betrug ca. 1500—1800. Während ich mir in den wärmeren Jahreszeiten gewöhnlich von Zeit zu Zeit frisches Material verschaffen konnte, hielt ich die Tubificiden während des Winters in größeren, mit Schlamm gefüllten Glasgefäßen, in welchen die Thiere, wenn für ziemlich gleich bleibende Temperatur und eine zwei- bis dreimalige wöchentliche Erneuerung des Wassers gesorgt wurde, mehrere Monate lang frisch und lebensfähig blieben.

Zum Zweck der histologischen Untersuchung wurden die Regenerate, nachdem dieselben zugleich mit einer Anzahl normaler Segmente vom Wurmkörper abgeschnitten waren, fast ausschließlich mit Hermann'scher Lösung (Platinchlorid-Osmium-Essigsäure) konservirt, in der sie durchschnittlich 1—$1\frac{1}{2}$ Stunden verblieben. Durch dieses Verfahren erzielte ich bessere Resultate als mit der Konservirung mittels heißer Sublimatlösung. Nachdem die Objekte nach den gebräuchlichen Methoden ausgewaschen, gehärtet und in Paraffin eingebettet waren, wurden sie in sagittale Längs- und in Querschnitte, gewöhnlich von 5 μ Dicke, zerlegt. Die Orientirung bei der Herstellung der Sagittalschnitte erfuhr dadurch eine wesentliche Erleichterung,

dass sich die Stücke bei der Konservirung meist nach der Ventralseite zu gekrümmt hatten. Die Färbung der Schnitte geschah zum Theil mit Hämatoxylin, in den meisten Fällen mit wässeriger Eisen-Hämatoxylin-Lösung nach HEIDENHAIN.

Die Ergebnisse der nachfolgenden Darstellung beruhen nur auf Beobachtungen solcher Regenerationsprocesse, die sämmtlich durch operative Eingriffe veranlasst waren.

I. Theil.

Die äußeren Regenerationsvorgänge.

A. Litterarisches.

Die ersten wissenschaftlichen Regenerationsversuche wurden von RÉAUMUR (1742) und BONNET (1745) angestellt. Während Ersterer jedoch nur mit Regenwürmern experimentirte, zog BONNET neben diesen auch mehrere Limicolen-Species (*Lumbriculus*, *Tubifex*, *Naïs* u. a.) in den Kreis seiner Untersuchungen, deren Resultate in seinem 1779 publicirten Hauptwerk »Traité d'Insectologie« zusammengefasst sind. Die Regenerationsfähigkeit der Tubificiden behandelt die »Observation XXXII: Sur une petite Espèce de Vers sans jambes, qui se logent dans des tuyaux faits de boue.« (Diese von BONNET als »*Vers à tuyaux*, *Vermes tubulati*, beschriebenen Würmer sind später von CLAPARÈDE [Recherches anatomiques sur les Oligochètes; Genève 1862] mit dem Namen *Tubifex Bonneti* belegt worden, und diese von CLAPARÈDE aufgestellte Art ist nach NASSE und VEJDOVSKÝ mit der Species *Tubifex rivulorum* Lam. vollständig zu identificiren.) An seinen »Vermes tubulati« stellte BONNET bereits ein großes Regenerationsvermögen fest: Kopfstücke regenerirten leicht ein neues Schwanzende, Schwanzstücke ein neues Kopfende, und selbst kleine aus der Mitte des Körpers stammende Theilstücke wurden wieder zu ganzen Thieren. »Mais ce qui doit le plus intéresser notre curiosité présentement, est de savoir si nos Vers à tuyaux sont de ceux qui ayant été mis en pièces, revivent, pour ainsi dire, dans chacune de leurs portions.« Auch eine Neubildung von zwei Köpfen und zwei Schwänzen will BONNET bei *Tubifex* beobachtet haben. — Ferner finden sich in BONNET's Abhandlungen auch Angaben über Regenerationsversuche mit Naïden, bei denen ebenfalls aus Theilstücken heraus eine Ergänzung zu ganzen Thieren erfolgte. Auch eine ungeschlechtliche Vermehrung derselben durch Theilung wurde bereits damals konstatirt.

Nach BONNET untersuchten die älteren Autoren fast ausschließlich die Regenerationserscheinungen bei Lumbriciden, worüber in Folge dessen eine außerordentlich umfangreiche Litteratur vorliegt. Bezüglich der erlangten Resultate verweise ich auf die sich in den Arbeiten HESCHELER's und RIEVEL's vorfindende ausführliche Wiedergabe derselben.

Unter den älteren Forschern, welche die Regenerationsprocesse bei Naïden untersuchten und sämmtlich ein großes Regenerationsvermögen derselben konstatirten, wären zu nennen: RÖSEL V. ROSENHOF (1755), O. F. MÜLLER (1771), M. SCHULTZE (1849), LEUCKART (1851) und MAYER (1859).

Die Species *Tubifex* wurde nach BONNET bezüglich ihrer Regenerationsfähigkeit zunächst wieder von D'UDEKEM, jedoch nicht mit den gleichen, günstigen

Erfolgen untersucht; derselbe schreibt in seiner 1855 veröffentlichten »Histoire naturelle du Tubifex des ruisseaux«. »On n'observe pas chez les *Tubifex rivulorum* des reproductions par bourgeons. La reproduction par scission naturelle ou artificielle n'a pas lieu non plus du moins d'une manière complète, c'est à dire que les deux parties d'un animal divisé ne redeviennent plus chacune un animal complet. Il n'y a que la partie qui porte la tête qui continue à vivre; et à la place de la partie divisée, il en reçoit une autre. La partie privée de la tête continue à vivre pendant assez longtemps après la scission, mais sans former de nouveaux segments céphaliques. Sous ce rapport, les Tubifex s'éloignent beaucoup des Lumbriculus, que l'on peut diviser à l'infini et toujours les differentes parties redeviennent des animaux complets.« D'Udekem konstatirte also bei *Tubifex* nur die Bildung von Hinterregeneraten, während er dem Vorderende jede Regenerationsfähigkeit absprach.

Bülow (1883) beobachtete die Theilungs- und Regenerationsvorgänge bei *Lumbriculus*. Während die Zahl der regenerirten Schwanzsegmente eine ganz unbestimmte war, erreichte der neugebildete Kopf nur eine beschränkte Größe. Bei einer freiwillig vor sich gehenden Theilung wurden gewöhnlich zehn neue Segmente erzeugt, die desshalb von Bülow als Kopfsegmente bezeichnet wurden. Nach Amputation einer bestimmten Anzahl derselben ward stets die gleiche Zahl regenerirt, während die abgeschnittenen Segmente nicht lebensfähig blieben. Sobald sich jedoch an den Kopfsegmenten 1½ oder 2 Rumpfsegmente befanden, konnte ein neues Schwanzende gebildet werden.

Die umfangreichen Experimentaluntersuchungen Morgan's (1895/97), Hescheler's (1896) und Michel's (1896/97) über das Regenerationsvermögen der Lumbriciden führten zu folgenden im Großen und Ganzen ziemlich übereinstimmenden Resultaten: Nach Entfernung von wenigen (bis zu vier) vorderen Segmenten wurden diese gewöhnlich wieder vollzählig neugebildet, während hingegen bei Verlust von mehr, bis zu neun oder zehn Segmenten das Regenerat stets nur eine geringere Zahl (etwa drei bis vier, wohl auch fünf Segmente) aufwies. Ferner wurde nach Abtragung von mehr als 8 bis zu 12 und 15 Segmenten eine starke Abnahme der Regenerationsfähigkeit festgestellt, indem bei Verlust größerer vorderer Partien nur in seltenen Fällen noch unvollkommene Regeneration, d. h. die Neubildung nicht entwicklungsfähiger, unsegmentirter Knospen stattfand. Das äußerste Segment, von dem aus noch die Neubildung segmentirter Regenerate erfolgte, war nach Michel das 13., nach Hescheler das 15., während Morgan auch hinter dem 15. Segment, jedoch nur ganz ausnahmsweise, gegliederte Vorderregenerate beobachten konnte. Auch an kurzen Stücken aus der Mitte des Körpers entwickelten sich nach den Angaben Morgan's Regenerationsknospen zuweilen sowohl vorn als hinten.

Die Regenerationsversuche Rievel's (1896) erstreckten sich über mehrere Lumbriciden-Species, *Naïs proboscidea* und *Ophryotrocha puerilis*. Während das Hinterende bei allen Arten gleich gut und schnell regenerirte, fand die Neubildung des Vorderendes nur bei den genannten Oligochäten statt, ohne dass dieselbe jedoch nur auf die Entfernung einiger Segmente beschränkt blieb. Auch an kleinen Theilstücken von Lumbriciden und Naïden hat Rievel Regenerationserscheinungen sowohl am Vorder- als auch am Hinterende beobachtet.

Die bisherigen Befunde über das Regenerationsvermögen der Regenwürmer erfuhren durch eingehende Untersuchungen Korschelt's (1897/98) eine bedeutende Erweiterung, indem dieser Autor auf Grund der Ergebnisse zahlreicher Versuche den Nachweis führte, dass auch aus verhältnismäßig wenigen Segmenten be-

stehende Theilstücke aus allen Körperregionen segmentirte Regenerate zu bilden im Stande sind, wobei jedoch die Regenerationsfähigkeit in bestimmten Körperregionen, besonders am Kopf- und Schwanzende, stark herabgemindert ist. Ferner wurden durch KORSCHELT die Angaben MORGAN's, HESCHELER's und MICHEL's bezüglich der Neubildung des Vorderendes im Ganzen zwar bestätigt, obwohl auch gezeigt werden konnte, »dass beim Verlust einer größeren Zahl vorderer Segmente eine Neubildung des Vorderendes zwar im Ganzen selten, aber doch häufiger eintritt, als man bisher anzunehmen geneigt war, und dass jedenfalls die Fähigkeit zu einer solchen vorhanden ist«. Stücke aus der Genitalregion sowie Schwanzstücke waren nur schwer zur Regeneration zu bringen, immerhin konnten jedoch auch hier in einzelnen Fällen Regenerationserscheinungen beobachtet werden. Kopfstücke von weniger als zehn Segmenten waren hingegen niemals regenerationsfähig.

Das Regenerationsvermögen von *Tubifex* wurde nach BONNET genauer zum ersten Male erst wieder durch HAASE (1898) untersucht. Nach den Befunden desselben ging die Neubildung des Kopfes verhältnismäßig bald und regelmäßig vor sich, wenn den Würmern bis zehn Segmente abgeschnitten wurden; es wurden jedoch höchstens drei Segmente vollständig ergänzt. Nach Verlust von mehr als zehn Segmenten hingegen traten nur vereinzelte Regenerate auf, während nach Entfernung der vorderen Körperhälfte oder mehr Segmenten überhaupt niemals eine Regeneration erfolgte. Kurze, sechs bis zehn Segmente umfassende Vorderenden bildeten oft segmentreiche Hinterregenerate. An kleinen Theilstücken konstatirte HAASE eine häufige Neubildung der Hinterenden, während er jedoch niemals irgend welche Regenerationsprocesse an derartigen Vorderenden beobachten konnte.

Die jüngsten Regenerationsuntersuchungen v. WAGNER's (1900), die sich auf *Lumbriculus* var. beziehen, führten zu folgenden Hauptergebnissen: »Nicht alle Theile des Lumbrikelkörpers sind in gleichem Maße reparationsfähig. Das Vorderende reparirt nur, wenn es wenigstens ein Dutzend Segmente umfasst; eben so ist die Region unmittelbar vor dem Schwanzende zur Reparation unvermögend, wenn sie nicht das letztere selbst enthält. In der zwischen beiden Endabschnitten gelegenen Rumpfregion ist die Reparationsfähigkeit über die vordere Körperhälfte hinaus außerordentlich groß, nimmt aber von da nach hinten, insbesondere im letzten Körperdrittel merklich ab. Am Vorderende werden bald mehr, bald weniger Segmente reparirt als abgeschnitten wurden; die Zahl schwankt zwischen fünf und neun. Für das Hinterende ist das Reparationsvermögen der Lumbrikeln ungefähr doppelt so groß wie für den Kopfabschnitt.«

Nicht unerwähnt lassen möchte ich die von FRAZEUR und SARGENT (1899) an Naïden und *Dero vaga* nach einer anderen Richtung hin ausgeführten Versuche, durch welche verschiedene Einwirkungen gewisser chemischer Agentien ($NaCl$, $MgSO_4$, $CaCl_2$, $MgCl_2$, KCl) auf das Tempo der regenerativen Wachsthumsvorgänge festgestellt werden konnten. Hinsichtlich der näheren Ergebnisse verweise ich auf DAVENPORT's »Experimental Morphologie«, II. Theil, p. 365/66.

B. Eigene Beobachtungen bezüglich des Regenerationsvermögens von Tubifex rivulorum und Naïs proboscidea.

I. Methode der Versuche und allgemeine Beobachtungen.

Im Gegensatz zu den bereits vorliegenden, eingehenden experimentellen Untersuchungen über die Regenerationsfähigkeit der Lum-

briciden (MORGAN, HESCHELER, MICHEL, KORSCHELT) und der Lumbriculiden (BÜLOW, V. WAGNER) sind derartige Versuche mit *Tubifex* bisher nur in lückenhafter und wenig umfangreicher Weise ausgeführt. Eine genaue systematische Nachuntersuchung des Regenerationsvermögens der zuletzt genannten Art schien mir schon desshalb wünschenswerth zu sein, weil sich HAASE's Versuche mit *Tubifex* nur über einige sich gerade für derartige Studien weniger eignenden Wintermonate erstreckten. Meine in Bezug auf *Tubifex* gewonnenen Erfahrungen beziehen sich auf Beobachtungen, die ich in den Monaten November bis Juli machte, während Versuche mit *Naïs* nur im Sommer vorgenommen wurden. Sämmtliche Experimente gelangten nach den von RIEVEL und HAASE angegebenen Methoden, die sich im Allgemeinen gut bewährten, zur Ausführung. Die zum Versuch bestimmten Würmer wurden mittels Pipette einzeln auf einen sauberen Objektträger übertragen und unter der Präparierlupe mit einem scharfen Skalpell durchschnitten, worauf die Theilstücke sofort in bereitstehende, mit frischem Wasser gefüllte Gläser gebracht wurden. Um einen Verlauf der Regenerationsprocesse unter möglichst natürlichen Existenzbedingungen zu erzielen, setzte ich dem Wasser stets etwas Schlamm zu; bei den Versuchen mit *Naïs* wurden außerdem gewöhnlich einige Zweige von Wasserpflanzen, an denen sich die Thiere mit Vorliebe anzusiedeln pflegen, in die Gläser hineingelegt. Da sich ferner gut genährte Thiere zur Regeneration am günstigsten verhalten, hielt ich die Würmer, damit ihr Darm nicht vollständig entleert werden sollte, vor der Operation nie längere Zeit in reinem Wasser. Naïden mit etwa vorhandenen Knospungszonen wurden für die Experimente möglichst vermieden, da ich nur die durch künstliche Theilung veranlassten Regenerationsprocesse zu untersuchen beabsichtigte. Während der ganzen Zeitdauer der Versuche wurde das Wasser täglich erneuert, die Versuchsthiere wurden ebenfalls täglich kontrollirt und ihre Regeneration beobachtet; die etwa gestorbenen oder im Absterben begriffenen Thiere wurden stets sofort entfernt, um eine Infektion der übrigen, intakten Thiere möglichst zu verhindern. Das Absterben gab sich, besonders bei *Tubifex*, meist darin zu erkennen, dass die Wurmstücke am Hinterende eine Anzahl von Segmenten abschnürten (Selbstamputation) und eine trübe, schmutziggraue Farbe annahmen.

In Bezug auf das zeitliche Auftreten der Regenerationsknospen kann man selbst unter gleichen Bedingungen stets beträchtliche, größtentheils wohl auf individuellen Verschiedenheiten beruhende

Differenzen konstatiren, wie es nach den Angaben der Autoren auch bei den übrigen untersuchten Arten der Fall ist. Ferner ist bekanntlich die Temperatur von unverkennbarem Einfluss sowohl auf das Tempo der Neubildungsprocesse als auch auf die Regenerationsfähigkeit im Allgemeinen; in Folge dessen lieferten die im Frühjahr und Sommer ausgeführten Versuche stets die günstigsten Resultate, während die Regenerationskraft im Winter eine deutliche Abnahme erkennen ließ. Im Großen und Ganzen verlaufen die Regenerationsvorgänge bei *Naïs* bedeutend schneller als bei *Tubifex*; bei beiden Species geht indessen die Neubildung des Vorderendes langsamer als die des Hinterendes vor sich. Durchschnittlich treten bei *Tubifex* Vorderregenerate im Sommer nach 7 bis 9, im Winter nach 10 bis 13 Tagen, Hinterregenerate im Sommer nach 3 bis 5, im Winter nach 8 bis 10 Tagen auf, während ich die Neubildung des Vorderendes von *Naïs* im Sommer meist schon nach 3 bis 4, die des Hinterendes schon nach 2 Tagen beobachten konnte. Diese angeführten Daten zeigen bereits, wie auch v. WAGNER festgestellt hat, dass sich selbst nahe verwandte Limicolen-Species sehr verschieden hinsichtlich ihres Regenerationsvermögens verhalten können. Was dasselbe anbetrifft, so steht *Naïs* auf vollkommen gleicher Höhe wie der sich ebenfalls häufig durch Theilung vermehrende *Lumbriculus*, während das Regenerationsvermögen von *Tubifex* den genannten Arten gegenüber etwas abgeschwächt ist, wie aus einem Vergleich der später anzuführenden Versuche unter einander und der Angaben v. WAGNER's bezüglich *Lumbriculus* hervorgeht. Bei Besprechung der durch meine Versuche gewonnenen Resultate werde ich nochmals auf diese Thatsache zurückzukommen haben.

Anomalien in der Ausbildung der Regenerate, wie Heteromorphosen oder Doppelbildungen, die bei den Regenwürmern sogar häufig vorzukommen scheinen (MICHEL, MORGAN, HESCHELER, KORSCHELT), habe ich bei meinen Versuchen, eben so wenig wie HAASE, in typischer Weise nicht wahrzunehmen vermocht. Mehrmals beobachtete ich allerdings am Hinterende von *Tubifex* jüngere Stadien abnormer Doppelregenerate; doch gingen in diesen Fällen die Versuchsthiere entweder schon nach kurzer Zeit zu Grunde, oder es kam mit der Zeit wieder zu einem allmählichen Ausgleich zum Normalen, indem die eine Knospe der vermeintlichen Doppelbildung im Wachsthum zurückblieb. Im Anschluss hieran sei jedoch erwähnt, dass ich mich im Besitze eines Exemplars eines *Tubifex* befinde, der mit zwei deutlich ausgebildeten Schwänzen aufgefunden wurde; an der Bifurka-

tionsstelle spaltet sich der Darmkanal ebenfalls in zwei getrennte Abschnitte.

Eine genaue Feststellung des Regenerationsvermögens der untersuchten Arten erforderte natürlich die Ausführung einer ziemlich umfangreichen Anzahl von Versuchen; denn dieselben mussten stets, um die Ergebnisse richtig beurtheilen zu können, öfters auf gleiche Weise wiederholt werden. Da es jedoch zu weit führen würde und hier auch wenig angebracht wäre, die gesammten Versuche, deren Zahl sich auf annähernd 100 belief, genau zu beschreiben, ordnete ich den größten Theil derselben zu nachstehenden, tabellenartigen Versuchsreihen an, aus denen die erlangten Resultate leicht ersichtlich sind.

II. Das Regenerationsvermögen von Tubifex rivulorum.

a. Die Regeneration des Vorderendes bei Erhaltung des natürlichen Schwanzendes.

(Versuchsreihe A p. 10.)

Die Ergebnisse meiner Beobachtungen über die regenerative Neubildung des Vorderendes von *Tubifex rivulorum* und zwar an Würmern, denen das natürliche Hinterende unversehrt erhalten wurde, stimmen im Großen und Ganzen mit den vorliegenden Angaben HAASE's überein. Im Allgemeinen ist die Regenerationsfähigkeit des Vorderendes bei *Tubifex* eine ziemlich beschränkte, indem sie in der Regel nur nach Verlust von weniger als zehn, höchstens zwölf Segmenten erfolgt, also von der Zahl der entfernten Segmente abhängig ist (Versuchsreihe A). Am günstigsten sind die Aussichten auf eintretende Regeneration, mit um so größerer Wahrscheinlichkeit und um so rascher pflegen die regenerativen Processe zu verlaufen, je weniger Segmente den Versuchsthieren am Vorderende entfernt worden sind. Wie z. B. die Versuche A IV—VI zeigen, regenerirten das Vorderende nach Verlust von drei Segmenten sämmtliche 25 Versuchsthiere in 7—10 Tagen, nach Verlust von sechs Segmenten von 25 Würmern 20 in 8—12 Tagen und nach Entfernung von zehn bis zwölf Segmenten von 30 Würmern überhaupt nur 8 nach 11—13 Tagen. Während nach einer Amputation von nur zwei bis drei Segmenten dieselben stets neugebildet werden, findet nach Verlust von mehr als drei Segmenten kein vollständiger Ersatz der abgetragenen Segmente statt; vielmehr konnte ich in allen derartigen von mir beobachteten Fällen, wie aus der Versuchsreihe A hervorgeht, nur eine Gliederung der Regenerationsknospen in höchstens drei Segmente konstatiren. Dieses Resultat ist schon desshalb von Wichtigkeit, da es zeigt, dass die im neunten und zehnten Segment gelegenen

Versuchsreihe A[1]).

Versuch	K.-No.	Operirt am	Gehalten bis	Zahl der Versuchsthiere	Amputirt	Auftreten von Regeneraten nach	Ergebnisse
I	(14)	21. I.	11. II.	24	6 Segmente	10—14 Tagen	V-Rg. nach 10 Tagen bei einem Drittel der noch lebenden 18 Thiere, nach 14 Tagen bei der Mehrzahl derselben.
II	(21)	2. II.	24. II.	20	8—10 »	12—14 »	Nach 12 Tagen 3, nach 14 Tagen 7 V-Rg.
III	(7)	5. I.	20. I.	25	10—12 »	—	Keine Regeneration (kalte Temperatur!)
IV	(47)	3. V.	17. VI.	25	3 »	7—10 »	Nach 7 Tagen 8, nach 9 Tagen 15, nach 10 Tagen sämmtliche 25 Thiere mit V-Rg.
V	(48)	4. V.	10. VI.	25	6 »	8—10 »	Nach 8 Tagen 3, nach 9 Tagen 14, nach 12 Tagen 20 V-Rg.
VI	(49)	4. V.	6. VI.	30	10—12 »	11—13 »	Nach 11 Tagen 4, nach 13 Tagen 8 V-Rg. (23 Thiere lebend).
VII	(3)	25. XII.	19. I.	25	12—15 »	—	Keine Regeneration!
VIII	(15)	27. I.	15. II.	40	10—15 »	—	» »
IX	(56)	9. V.	2. VI.	30	12—15—20 »	(14 »)	2 Fälle von unvollkommener Regeneration; im Übrigen keine V-Rg.
X	(4)	27. XII.	20. I.	25	d. vord. Körperdritt.	—	Keine Regeneration!
XI	(42)	27. IV.	26. V.	25	» » »	(18 »)	3 Fälle von unvollkommener Regeneration (cf. Versuch IX).
XII	(57)	17. V.	10. VI.	20	» » »	—	Keine Regeneration.
XIII	(5)	27. XII.	18. I.	25	die vord. Hälfte	—	» »
XIV	(9)	13. I.	26. I.	20	» » »	—	» »
XV	(41)	27. IV.	22. V.	30	» » »	—	» »
XVI	(53)	4. V.	24. V.	30	» » »	13 »	2 V-Rg.; eines derselben mit Mund und Segmentirung. (Ausnahme! Näheres s. p. 12). — Im Übrigen keine V-Rg.
XVII	(44)	2. V.	16. V.	50	Das Vorderende bis auf kleine Schwanzstücke ($^1/_3$—$^1/_5$ der ganzen Thiere).	—	Keine Regeneration.
XVIII	(45)	3. V.	23. V.	30	(wie XVII)	—	» »

Die beobachteten V-Rg gliederten sich gewöhnlich in zwei bis drei Segmente.

[1]) In den Tabellen kommen folgende Abkürzungen zur Anwendung: K.-Nr. = Kontrollnummer (zusammenfallend mit der Zahl der chronologischen Aufeinanderfolge meiner Versuche); Rg = Regenerate; V-Rg = Vorderregenerate; H-Rg = Hinterregenerate.

Versuchsreihe B (successive Regeneration des Vorderendes).

Versuch	K.-Nr.	Operirt am	Zahl der Versuchsthiere	Amputirt	Ergebnisse
I	(55)	9. V. z. 1. Male	25	3—5 Segmente	n. 8 Tag. 4, n. 11 Tag. 16 Rg.
		20. V. » 2. »	16	2—3 »	» 8 » 1, » 11 » 7 Rg.
		31. V. » 3. »	7	2—3 »	» 13 » 1, » 14 » 3 Rg.
		14. VI. » 4. »	3	2 »	» 2 » todt.
II	(62)	12. VI. z. 1. Male	32	3—4 Segmente	n. 8 Tag. 9, n. 12 Tag. 24 Rg.
		24. VI. » 2. »	24	2 »	» 8 » 8, » 12 » 17 Rg.
		7. VII. » 3. »	17	2 »	» 15 » 6 Rg.
		22. VII. » 4. »	6	2 »	» 14 » 2 Rg.
		5. VIII. » 5. »	2	2 »	» 5 » todt.

Geschlechtsorgane nicht neugebildet werden. Immerhin wäre eine etwaige später eintretende weitere Vermehrung der Segmentzahl nicht ganz unmöglich, die ich nur während der verhältnismäßig kurzen Dauer meiner Beobachtungszeit nicht festzustellen vermochte; denn trotz großer Sorgfalt, die ich auf die Behandlung der Versuchsthiere verwandte, gelang es mir niemals, dieselben nach dem operativen Eingriff länger als 4—6 Wochen am Leben zu erhalten. Bezüglich der Segmentirung der regenerirten Vorderenden von *Tubifex* gelangte auch HAASE zu dem völlig gleichen Ergebnis, indem er ebenfalls stets nur eine Gliederung der Regenerate in zwei bis drei Segmente und selbst nach Ablauf von 2 bis 3 Monaten keine Zunahme derselben beobachten konnte. Diese Eigenschaft, nur ein sehr begrenztes Regenerat des Vorderendes entwickeln zu können, hat *Tubifex* offenbar mit den Lumbriciden gemein (siehe Litteratur-Übersicht), während die Lumbriculiden und Naïden eine größere Segmentzahl (sieben bis zehn) neuzubilden im Stande sind.

In allen denjenigen Fällen, wo den Tubificiden am Kopfende mehr als zwölf Segmente entfernt werden, etwa das vordere Drittel oder die vordere Körperhälfte oder eine noch größere Anzahl von Segmenten, kommt es in den weitaus meisten Fällen, selbst während der wärmeren Jahreszeit, nicht zu einer Regeneration (Versuchsreihe A VII—XVIII). Nachdem nach derartigen Operationen ein ganz normaler Wundverschluss und eine vollständige Verheilung erfolgt ist, sind die Thiere gewöhnlich mit Leichtigkeit zwar noch 2 bis 3 Wochen am Leben zu erhalten, sodann erfolgen jedoch regelmäßig (wahrscheinlich, wie auch HAASE annimmt, in Folge der Unfähigkeit der Nahrungsaufnahme) Segmentabschnürungen am Hinterende, worauf die Versuchsthiere bald, ohne die verlorenen Körpertheile neugebildet zu haben, zu Grunde gehen. Allerdings beobachtete ich hin und wieder,

wenn auch im Ganzen nur in vereinzelten Fällen (A IX und XI), nach Entfernung des vorderen Körperdrittels an der Wundstelle ein gelegentliches, gewöhnlich verspätetes Auftreten von zarten, durchsichtigen Aufsätzen, welche zunächst ganz den Eindruck einer beginnenden Regeneration des Vorderendes erweckten, dennoch aber nicht als typische Regenerationsknospen angesprochen werden dürfen, da sie auch in der Folgezeit stets klein blieben und weder eine Mundbildung noch eine Segmentirung aufwiesen. Es liegen hier wohl ähnliche, wie die von MORGAN und HESCHELER bei den von ihnen untersuchten Lumbriciden als »unvollkommene Regeneration« beschriebenen Fälle vor, d. h. es treten wohl noch Regenerationsknospen auf, die jedoch auf einem primitiven Stadium verbleiben und nicht weiter entwicklungsfähig sind.

Abweichungen von dem bisher geschilderten normalen Verhalten bezüglich der Regeneration des Vorderendes sind außerordentlich selten, können jedoch mitunter vorkommen, wie aus dem Ergebnis des Versuchs A XVI ersichtlich ist: »Am 4. Mai wurde 30 Würmern etwa die vordere Körperhälfte amputirt. Bei einer nach 10 Tagen stattfindenden Kontrollirung waren alle 30 Würmer noch am Leben, jedoch sämmtlich ohne Regenerate befunden; nach 13 Tagen waren noch 22 Thiere lebensfähig, unerwarteter Weise konnte ich jedoch an zwei derselben kleine, zarte, ganz normal erscheinende Regenerationsknospen am Vorderende konstatiren. Während der eine dieser Würmer jedoch schon am 15. Tag nach der Operation zu Grunde ging, ohne dass die Knospe bereits eine Gliederung aufwies, erreichte der zweite ein Alter von 22 Tagen und hatte inzwischen ein sich in zwei Segmente gliederndes Kopfregenerat, an dem zugleich auch eine Neubildung des Mundes nachweisbar war, ausgebildet.« Wenn nun auch diese Beobachtung zeigt, dass bei *Tubifex* auch nach Verlust von zahlreichen Segmenten eine gelegentliche Regeneration des Kopfes vorkommen kann, so muss doch betont werden, dass einerseits eine derartige Neubildung von zwei Segmenten nach Verlust einer größeren Segmentzahl nicht als eigentliche Regeneration des Vorderendes angesprochen werden kann, sondern immerhin nur einen Nothbehelf darstellt, und dass andererseits derartige Fälle nicht die Regel, sondern eben nur seltene Ausnahmen bilden. Gewöhnlich erfolgt vielmehr die Regeneration des Vorderendes, wie sowohl aus den von HAASE als auch von mir ausgeführten Versuchen mit Sicherheit hervorgeht, nur nach einer Amputation von weniger als zehn, höchstens zwölf Segmenten. Ähnlich liegen die Verhältnisse nach den Befunden HESCHELR's, MORGAN's

und MICHEL's wiederum bei den Lumbriciden, bei denen ebenfalls, wie auch KORSCHELT bestätigt hat, nach Wegnahme zahlreicher Segmente nur verhältnismäßig selten Kopfregenerate gebildet werden. Wir kommen also zu dem Schluss, dass in Bezug auf das Regenerationsvermögen des Vorderendes eine weitgehende Übereinstimmung zwischen *Tubifex* und den Lumbriciden zu konstatiren ist.

Da bisher meines Wissens nicht festgestellt ist, ob bei *Tubifex* auch eine mehrmalige Regeneration des Kopfes seitens desselben Individuums vor sich gehen kann, unternahm ich auch einige diesbezügliche Versuche (Versuchsreihe B). Während jedoch das Vorderende bei *Lumbriculus* nach v. WAGNER 5—7mal, nach BONNET sogar 8—9mal und bei *Allolobophora foetida* nach HESCHELER 5mal regeneriren kann, gelang es mir bei dem sich bei diesen Versuchen weniger widerstandsfähig zeigenden *Tubifex* nur eine 3 bis 4malige successive Neubildung des Kopfendes zu beobachten.

b. Die Regeneration des Hinterendes bei Erhaltung des natürlichen Kopfendes.

(Versuchsreihe C p. 14.)

Versuchsreihe D (successive Regeneration des Hinterendes).

Bei den folgenden Versuchen wurde den Versuchsthieren bei der jemaligen ersten Operation das Hinterende in verschiedener Ausdehnung, durchschnittlich etwa die hintere Körperhälfte entfernt, bei den folgenden Operationen außer der jungen Knospe nur wenige normale Segmente.

Versuch I (K.-Nr. 36). [Eine sechsmalige Regeneration in $5^1/_2$ Wochen.]

Operirt am	Zahl der Versuchsthiere	Ergebnisse
22. IV. zum 1. Mal	30	nach 5 Tagen 21 H-Rg
27. IV. » 2. »	21	» 5 » 15 »
2. V. » 3. »	15	» 3 » 2 »
		» 4 » 4 »
		» 5 » 10 »
7. V. » 4. »	10	» 4 » 2 »
		» 5 » 5 »
		» 6 » 10 »
13. V. » 5. »	10	» 8 » 1 »
		» 9 » 3 »
21. V. » 6. »	3	» 10 » 6 »
31. V. » 7. »	2	» 6 » todt

Versuchsreihe C.

Versuch	K.-Nr.	Operirt am	Gehalten bis	Zahl der Versuchsthiere	Amputation des Hinterendes bis auf	Auftreten von Regeneraten nach	Ergebnisse
I	(9)	13. I.	26. I.	20	Kopfstücke v. 6—10 Segm.	—	Keine Regeneration
II	(16)	29. I.	12. II.	25	» » 6—10 »	—	» »
III	(22)	2. II.	18. II.	20	» » 8—10 »	—	» »
IV	(51)	4. V.	26. V.	25	» » 6—8 »	—	» »
V	(58)	17. V.	5. VI.	18	» » 8—10 »	—	» »
VI	(11)	19. I.	4. II.	30	» » 10—12 »	10 Tagen	Im Ganzen nur 7 H-Rg.
VII	(44)	2. V.	10. VI.	50	» v. 10—12(—15) »	6—9 »	Nach 6 Tagen 3 H-Rg (33 Thiere lebend) » 9 » 15 H-Rg (24 Thiere lebend) » 14 » 18 H-Rg (20 Thiere lebend)
VIII	(1)	29. XI.	30. XII.	20	» v. 12—15 »	10 »	Nach 14 Tagen 10 H-Rg (18 Thiere lebend)
IX	(2)	10. XII.	22. I.	20	» » 12—15 »	9—10 »	Nach 10 Tagen 10 H-Rg (22. I. 6 ohne Reg.)
X	(3)	25. XII.	19. I.	25	» » 12—15 »	—	Keine Regeneration (starke Kälte!)
XI	(50)	4. V.	4. VI.	30	» » 12—15 »	4—6 »	Nach 4 Tagen 2, nach 6 Tagen 14, nach 10 Tagen 25 H-Rg (28 lebend).
XII	(45)	3. V.	15. VI.	30	das vordere Körperdrittel	4—6 »	Nach 4 Tagen 8, nach 5 Tagen 14, nach 6 Tagen 24 H-Rg (24 lebend).
XIII	(5)	27. XII.	?	25	die vordere Körperhälfte	8—10 »	Nach 13 Tagen 18 H-Rg.
XIV	(37)	24. IV.	20. V.	20	» » »	4—5 »	Nach 9 Tagen sämmtliche 20 Thiere mit H-Rg.
XV	(41)	27. IV.	?	30	» » »	4—5 »	Nach 9 Tagen 26 H-Rg.
XVI	(52)	4. V.	2. VI.	30	» » »	3—5 »	Nach 3 Tagen 6, nach 5 Tagen 16, nach 7 Tagen 30 H-Rg (30 lebend).
XVII	(25)	24. II.	12. III.	20	Amputation von 8—15 Segmenten am Hinterende	—	Es konnte zwar eine Regeneration des Afters, jedoch keine Neubildung von Segmenten mit Sicherheit konstatirt werden.
XVIII	(34)	15. III.	31. III.	35			
XIX	(54)	6. V.	29. V.	20			

Die Zahl der Segmente der Hinterregenerate gebe ich nicht besonders an, da in allen Fällen, in welchen Regenerate gebildet wurden, diese sich stets in zahlreiche Segmente gliederten.

Versuch II (K.-Nr. 63). [Eine siebenmalige Regeneration in $7^1/_2$ Wochen.]

Operirt am	Zahl der Versuchsthiere	Ergebnisse
17. VI. zum 1. Mal	13	nach 4 Tagen 13 H-Rg
21. VI. » 2. »	13	» 5 » 12 »
26. VI. » 3. »	12	» 5 » 5 »
		» 7 » 12 »
3. VII. » 4. »	12	» 5 » 3 »
		» 8 » 10 »
11. VII. » 5. »	10	» 7 » 1 »
		» 9 » 6 »
20. VII. » 6. »	6	» 9 » 2 »
		» 12 » 5 »
1. VIII. » 7. »	5	» 9 » 2 »
		» 11 » 3 »
		» 14 » 3 »
15. VIII. » 8. »	3	» 8 » — »
		» 9 » todt »

Die Versuchsreihe C lehrt zunächst, dass Kopfstücke von *Tubifex*, die mindestens 10 bis 15 Segmente umfassen, also die im neunten und zehnten Segment gelegene Genitalregion vollständig unverletzt enthalten und des natürlichen hinteren Körpertheils beraubt sind, den letzteren zu regeneriren im Stande sind (Versuche VI bis IX). Mit noch größerer Wahrscheinlichkeit und meist auch etwas schneller erfolgt eine Neubildung des Schwanzes, wenn das Vorderende in noch umfangreicherem Maße erhalten bleibt und etwa ein Drittel oder die Hälfte des Thieres umfasst. Derartige, sich aus zahlreichen Segmenten zusammensetzende Vorderenden haben sich stets sehr widerstandsfähig erwiesen und mit großer Regelmäßigkeit lange, segmentreiche Hinterregenerate erzeugt (Versuche XII bis XVI). Der Umstand, dass das erste Auftreten der Regenerationsknospen bei den verschiedenen Versuchen zu verschiedenen Zeiten (von der Operation an gerechnet) erfolgte, ist sowohl auf die Größe der regenerirenden Kopfstücke als auch besonders auf die durch die Jahreszeit veranlassten Temperaturdifferenzen zurückzuführen.

Umfassen die amputirten Kopfstücke hingegen weniger als zehn bis zwölf Segmente, sind sie also der Genitalregion vollständig oder zum Theil beraubt, so kommt es nach meinen Beobachtungen (Versuche I bis V), die zwar die Ergebnisse BÜLOW's und v. WAGNER's an *Lumbriculus* bestätigen, jedoch nicht mit den diesbezüglichen Befunden HAASE's in Einklang zu bringen sind, niemals zu einer Regeneration des Hinterendes. HAASE stellte nämlich auch für derartige kurze Vorderenden von *Tubifex* eine hohe Regenerationsfähigkeit

fest: »Stücke aus sechs bis zehn Segmenten lebten monatelang weiter und regenerirten schnell das aus einer großen Zahl von Segmenten bestehende Hinterende, so dass man zu der Annahme berechtigt ist, dass sie bei genügend langer Beobachtung sich zu normalen Thieren ausgebildet haben würden.« So äußert sich HAASE. Das erwähnte günstige Resultat desselben dürfte jedoch meines Erachtens auf einem Irrthum beruhen, wie ich wohl auf Grund zahlreicher Versuche, die ich gerade, um die Behauptung HAASE's auf ihre Richtigkeit zu prüfen, öfters wiederholte, anzunehmen berechtigt bin; in Betreff der Zählung der Segmente verfuhr ich mit größter Gewissenhaftigkeit, was oft am lebenden Thier mit großen Schwierigkeiten verbunden war, niemals aber gelang es mir, solche winzige Kopfstücke »monatelang« am Leben zu erhalten und zur Regeneration zu bringen, sie gingen vielmehr stets schon nach Verlauf von 2—3 Wochen ohne jedes Anzeichen einer Regeneration zu Grunde. In völliger Übereinstimmung befinden sich diese meine Ergebnisse indessen mit denjenigen v. WAGNER's an *Lumbriculus*, der sonst sogar *Tubifex* hinsichtlich des Regenerationsvermögens weit überlegen ist. »Die reparative Neubildung des Schwanzes«, schreibt v. WAGNER, »vollzieht sich an Stücken, denen das natürliche Kopfende in einer Ausdehnung von mindestens zwölf Segmenten erhalten wurde, mit fast unfehlbarer Sicherheit; geht man auch nur wenig unter jenes Mindestmaß, so ist der Erfolg schon mehr als zweifelhaft, und meine Versuche, Vorderenden von sechs bis acht Segmenten zur Reparation des Schwanzes zu bringen, schlugen durchweg fehl.«

Besonders hervorheben möchte ich noch die Resultate der Versuche C XVII bis XIX. Merkwürdigerweise beobachtete ich in solchen Fällen, nämlich nach Entfernung von nur wenigen, etwa zehn Segmenten am Hinterende, niemals die Bildung typischer, durchsichtiger, segmentirter Regenerationsknospen, sondern mit der Regeneration des Afters, die, wie schon am lebenden Thier unter dem Mikroskop zu erkennen ist, bereits in den ersten Tagen nach der Operation erfolgt, scheinen zunächst die Regenerationsprocesse vollendet zu sein. Die Würmer haben dann ihr vollständig normales Aussehen wieder erlangt, bleiben noch wochenlang am Leben, und die normalen Existenzbedingungen scheinen wieder hergestellt zu sein. Wenn ich nun auch in solchen Fällen niemals eine Neubildung der amputirten Segmente feststellen konnte (zahlreiche außer den angeführten in gleicher Weise vorgenommenen Versuche hatten stets dasselbe Resultat), so liegt dennoch die Vermuthung nahe, dass hier eine langsame Regeneration, eine

allmähliche Hinzufügung neuer Segmente, wie in jedem normalen, wachsenden Schwanzende stattfindet. Eben so nimmt auch HESCHELER an, indem er bei seinen Versuchen an Lumbriciden stets nur relativ wenige segmentirte Hinterregenerate beobachtet hat, »dass die Hinterenden durch langsames Hinzufügen neuer Segmente, sozusagen unmerklich, wieder ergänzt werden«. Ähnliche Beobachtungen sind ferner auch von KORSCHELT an Theilstücken von Lumbriciden gemacht.

Successive Neubildungen des Hinterendes an ein und demselben Individuum konnte ich, wie Versuchsreihe D zeigt, leicht feststellen und zwar im Maximum eine siebenmalige Regeneration im Verlauf von $7^1/_2$ Wochen. Auch hieraus ist wiederum das geringere Regenerationsvermögen von *Tubifex* den Lumbriculiden gegenüber ersichtlich, bei welchen nach v. WAGNER's Untersuchungen die Erneuerung des Schwanzes bis zu 14mal von statten gehen kann. Die Wahrnehmung des genannten Autors, »dass die Erschöpfung des reparativen Vermögens nicht etwa plötzlich, sondern sehr allmählich zu Tage tritt und darin sich ankündigt, dass nicht nur der Eintritt der Reparation sich mehr und mehr verzögert, sondern diese selbst auch langsamer, gewissermaßen schwerfälliger verläuft«, kann ich auch als für *Tubifex* geltend, völlig bestätigen. Derartige successive Regenerationen des Hinterendes haben auch RIEVEL bei Lumbriciden und MICHEL bei Polychäten (*Phyllodoce maculata*) beschrieben.

c. Die Regenerationsfähigkeit von Theilstücken nach Verlust des natürlichen Vorder- und Hinterendes.

Versuchsreihe E.

Versuche I und II (K.-Nr. 17 u. 46): Amputation von drei bis sechs Kopfsegmenten und zugleich ungefähr der hinteren Körperhälfte.

Versuch	Operirt am	Gehalten bis	Zahl d. Versuchsthiere	Ergebnisse		
I.	29. I.	18. II.	15	Nach 8 Tagen 1 V-Rg. + H-Rg.	6 H-Rg.	
				» 10 » 2 V-Rg. + H-Rg.	6 H-Rg.	2 V-Rg.
				» 14 » 5 V-Rg. + H-Rg.	5 H-Rg.	2 V-Rg.
II.	3. V.	30. V.	25	Nach 4 Tagen	6 H-Rg.	
				» 5 »	13 H-Rg.	
				» 8 » 7 V-Rg. + H-Rg.	15 H-Rg.	
				» 12 » 20 V-Rg. + H-Rg.	—	

Gesammtresultat: Bildung zahlreicher Vorder- und Hinter-

regenerate; erstere gliederten sich gewöhnlich in zwei bis drei, letztere in eine große Anzahl von Segmenten[1].

Versuche III bis VI. Herstellung von circa 15 Segmente umfassenden Theilstücken aus der vordersten Körperregion (also die Genitalorgane enthaltend!). Vom natürlichen Vorderende wurden nur drei bis vier Segmente entfernt.

Versuch	K.-No.	Operirt am	Gehalten bis	Zahl der Theilstücke	Geschlechtsverhältnisse	Ergebnisse					
III.	(59)	22. V.	28. V.	20	Geschlechtsreif	Keine Regeneration					
IV.	(60)	3. VI.	8. VI.	15	Geschlechtsreif	Keine Regeneration					
V.	(61)	12. VI.	3. VII.	20	nicht geschlechtsreif		lebend	ohne Rg.	nur H-Rg.	nur V-Rg.	V-Rg. + H-Rg.
						nach 4 Tagen	20	13	7	—	—
						» 6 »	20	8	12	—	—
						» 7 »	20	6	8	1	5
						» 9 »	19	4	3	3	9
						» 12 »	14	—	3	2	9
						» 21 »	10	—	1	—	9
VI.	(64)	17. VI.	15. VII.	28	nicht geschlechtsreif	Nach 14 Tagen 13 V-Rg. + H-Rg. (Näheres siehe nächster Versuch Nr. 1).					

Gesammtresultat: Theilstücke aus der Genitalregion geschlechtsreifer Thiere sind nicht regenerationsfähig, während solche nicht geschlechtsreifer Würmer sowohl am Vorder- als auch am Hinterende Regenerate hervorzubringen im Stande sind.

Versuche VII (K.-Nr. 64). Am 7./VI. wurden 28 Würmern die ersten drei bis vier Kopfsegmente entfernt, worauf diese kopflosen Würmer in je fünf Theile (etwa 12—15—20 Segmente durchschnittlich umfassend) zerlegt wurden (Nr. 1 bis Nr. 5).

Befund nach	Genitalregion		Körpermitte		Schwanzstücke
	Nr. 1	Nr. 2	Nr. 3	Nr. 4	Nr. 5
7 Tagen	16 H-Rg	20 H-Rg	19 H-Rg	ohne Rg	ohne Rg
10 »	5 V-Rg + H-Rg 10 H-Rg	2 V-Rg + H-Rg 16 H-Rg	— 15 H-Rg	» »	» »
2 Wochen	13 V-Rg + H-Rg —	2 V-Rg + H-Rg 12 H-Rg	— 10 H-Rg	todt	» »
$3^1/_2$ »	7 V-Rg + H-Rg —	2 V-Rg + H-Rg 3 H-Rg	— 6 H-Rg	»	todt

[1] Ein Gleiches gilt auch in Betreff der Segmentation der Regenerate für sämmtliche folgende Versuche dieser Reihe, falls nichts Besonderes bemerkt ist.

Gesammtresultat:

Nr. 1: Zahlreiche Vorder- und Hinterregenerate.
Nr. 2: Nur zwei Vorder- neben zahlreichen Hinterregeneraten.
Nr. 3: Etwa die Hälfte der Theilstücke mit Hinterregeneraten.
Nr. 4:} nicht regenerationsfähig.
Nr. 5:}

Versuch VIII (K.-Nr. 31). Am 6./III. wurden 25 Würmern etwa zehn Segmente sowohl am Vorder- als auch am Hinterende amputirt, worauf der Rest der Thiere in je drei, ziemlich gleich große Theilstücke zerlegt wurde (Nr. 1 vordere, Nr. 2 mittlere, Nr. 3 hintere Theil stücke).

Befund nach	Nr. 1		Nr. 2		Nr. 3	
	lebend	Regenerate	lebend	Regenerate	lebend	Regenerate
5 Tagen	25	5 H-Rg	22	4 H-Rg	9	—
9 »	19	9 H-Rg	22	10 H-Rg	—	—
2 Wochen	16	2 V-Rg + H-Rg 8 H-Rg	19	13 H-Rg	—	—
3 »	12	2 V-Rg + H-Rg 8 H-Rg	10	10 H-Rg	—	—

Gesammtresultat:

Nr. 1: Zehn Hinterregenerate, zwei Vorderregenerate (letztere jedoch ohne Segmentirung).
Nr. 2: 13 Hinterregenerate.
Nr. 3: Nicht regenerationsfähig.

Versuch IX (K.-Nr. 44). Am 2./V. wurden 50 etwa 3 cm große Würmer in je fünf, etwa gleich große Theilstücke zerlegt. Nr. 1-Kopfstücke (Resultat s. Versuch C. VII). Darauf nach hinten folgend Nr. 2, Nr. 3, Nr. 4, Nr. 5 (letztere Schwanzstücke; Resultat s. Versuch A. XVII).

Befund nach	Nr. 2		Nr. 3		Nr. 4	
	lebend	Regenerate	lebend	Regenerate	lebend	Regenerate
4 Tagen	47	5 H-Rg	44	11 H-Rg	27	—
6 »	43	13 H-Rg	38	16 H-Rg	16	2 H-Rg ?
9 »	37	16 H-Rg	36	19 H-Rg	5	—
2 Wochen	15	3 V-Rg + H-Rg 9 H-Rg	22	2 V-Rg + H-Rg 13 H-Rg	—	—
3 »	7	3 V-Rg + H-Rg 6 H-Rg	18	2 V-Rg + H-Rg 10 H-Rg	—	—

Gesammtresultat:

Nr. 2: } Zahlreiche segmentirte H-Rg. Von den 100 Theilstücken
Nr. 3: } bildeten jedoch im Ganzen nur fünf V-Rg., von denen sich drei in zwei Segmente gliederten.

Nr. 4: Nicht regenerationsfähig.

Versuche X bis XVII. Theilstücke aus der vorderen und mittleren Körperregion.

Versuch	K.-Nr.	Operirt am	Gehalten bis	Anzahl der Stücke	Segmentzahl der Stücke	Ergebnisse	
						Hinter-	Vorderregenerate
X	(6)	31.XII.	20. I.	39	10—20	5 H-Rg	—
XI	(9)	13. I.	31. I.	40	12—15	18 H-Rg	2 V-Rg (ohne Segmentirung)
XII	(10)	14. I.	28. I.	15	20—30	9 H-Rg	—
XIII	(13)	21. I.	2.III.	60	10—20	22 H-Rg	1 V-Rg (ohne Segmentirung)
XIV	(40)	26. IV.	29. V.	30	12—15	12 H-Rg	1 V-Rg (2 Segmente)
XV	(45)	3. V.	24. V.	30	20—30	8 H-Rg	—
XVI	(39)	25. IV.	3. V.	30	weniger als 10 Segmente	—	—
XVII	(43)	30. IV.	10. V.	40		—	—

Gesammtresultat:

Bildung zahlreicher H-Rg., hingegen nur vereinzelter V-Rg., die meistens unsegmentirt blieben. Weniger als zehn Segmente umfassende Theilstücke sind nicht regenerationsfähig.

Versuche zur Feststellung des Regenerationsvermögens solcher Theilstücke von *Tubifex*, die des natürlichen Vorder- und Hinterendes beraubt waren, sind bisher nur von BONNET und HAASE ausgeführt worden. Während Ersterer kurzweg konstatirte, dass derartige Theilstücke mit großer Regelmäßigkeit stets wieder zu ganzen Thieren auswachsen (p. 4), gelangte HAASE zu folgenden, erheblich ungünstigeren Ergebnissen: »Im Ganzen erwies sich *Tubifex* nicht so widerstandsfähig, wie dies speciell für die Lumbriciden durch KORSCHELT gezeigt wurde, denn die Versuche mit kleinen Theilstücken verliefen nicht so günstig, wie dies für *Lumbriculus* und die Lumbriciden angegeben ist. Regenerate habe ich bei ihnen immer nur am Hinterende auftreten sehen, wo sie allerdings eine ziemlich große Zahl von Segmenten betragen konnten; am Vorderende habe ich dagegen keine Gelegenheit gehabt, Neubildungen zu beobachten, sei es nun, dass überhaupt keine solchen von *Tubifex* gebildet werden, oder dass eine längere Beobachtungszeit hierzu erforderlich ist.« Wenn ich nun auch die Schlussfolgerung HAASE's, dass *Tubifex* hinsichtlich des Regene-

rationsvermögens von Theilstücken den genannten Oligochäten im Allgemeinen nachsteht, bestätigen muss, so gelang es mir dennoch, wie aus der angeführten Versuchsreihe E ersichtlich ist, neben der Neubildung von Hinterenden auch Regenerationen am Vorderende zu beobachten. Offenbar hat HAASE nicht genügend berücksichtigt, dass die Regenerationsfähigkeit einerseits von der Größe der Wurmstücke, ihrer Segmentzahl, und andererseits vor Allem davon abhängig ist, aus welcher Region des Körpers die Stücke stammen.

Entfernte ich den Versuchsthieren nur einige wenige Kopfsegmente, etwa drei bis sechs, und zugleich das hintere Körperdrittel oder die ganze Hinterhälfte (Versuche E. I und II), so regenerirten die auf diese Weise erhaltenen segmentreichen Theilstücke ziemlich regelmäßig sowohl das Vorder- als auch das Hinterende; so waren z. B. von den beim Versuch E II operirten 25 Würmern nach Verlauf von 12 Tagen noch 20 am Leben und zwar sämmtlich im Besitze von Vorder- und Hinterregeneraten, von denen sich erstere in der nächsten Zeit in zwei bis drei, letztere in zahlreiche Segmente gliederten. Die Neubildung von Vorder- und Hinterende verläuft unabhängig von einander, indem die des letzteren gewöhnlich einige Tage früher beginnt; gewöhnlich werden Vorder- und Hinterenden regenerirt, mitunter jedoch auch nur die Hinterenden oder nur die Vorderenden.

Besonderes Interesse verdienen die Resultate der Versuche E III bis VI, da es sich hier um kleinere, nur aus 12 bis 15 Segmenten bestehende Theilstücke handelt, die der vordersten Körperregion entnommen sind und die Genitalregion umfassen. Bei den nach dieser Richtung ausgeführten Experimenten lieferten nicht geschlechtsreife Thiere außerordentlich günstige Resultate, indem gerade die die Geschlechtsorgane enthaltenden Theilstücke regenerationsfähiger als Stücke aus allen übrigen Körpergegenden waren und häufig segmentirte Vorder- und Hinterregenerate entwickelten. Wurden jedoch die gleichen Versuche mit geschlechtsreifen Würmern, die an dem Hervortreten des Gürtels im elften und zwölften Segment leicht kenntlich sind, vorgenommen, so gelang es mir niemals, auch nur irgend welche Spuren von Regenerationserscheinungen wahrzunehmen, da die betreffenden Stücke stets schon einige Tage nach der Operation zu Grunde gingen. Zu dem gleichen Ergebnis führten im Allgemeinen auch KORSCHELT's, absichtlich nur mit geschlechtsreifen Würmern angestellten Experimente in Betreff der Regenerationsfähigkeit von Theilstücken aus der Genitalregion der Lumbriciden, bei denen nur in einem einzigen Ausnahmefalle, und zwar bei einem elf Seg-

mente umfassenden Stück einer *Allolobophora subrubicunda* die Bildung normaler Regenerationsknospen beobachtet werden konnte.

Besprechen wir nunmehr das Regenerationsvermögen solcher Theilstücke von *Tubifex*, die der Genitalregion nach hinten folgen und aus der Mitte des Körpers stammen (Versuche E. VII bis XVII). Im Allgemeinen scheinen derartige kleine Theilstücke überhaupt nur regenerationsfähig zu sein, wenn sie mindestens zehn bis zwölf Segmente umfassen; günstiger gestalten sich die Aussichten auf erfolgende Regeneration, wenn die Theilstücke etwas umfangreicher hergestellt werden; aber auch dann treten Regenerationsprocesse durchaus nicht an allen Stücken auf, sondern ein ziemlich beträchtlicher Procentsatz unterliegt stets schon in den ersten Tagen dem schweren operativen Eingriff, ohne die verlorenen Körpertheile wieder ersetzt zu haben. Immerhin findet die Neubildung eines segmentreichen Hinterendes verhältnismäßig häufig statt, hingegen im Ganzen nur selten oder unvollkommen die des Vorderendes. Wie z. B. aus dem Versuch E. IX hervorgeht, haben von 100 Theilstücken aus der vorderen und mittleren Körperregion im Ganzen nur fünf Regenerationsknospen am Vorderende gebildet, von denen wiederum nur an zwei eine Segmentirung konstatirbar war. Denn meist blieben die am Vorderende solcher Theilstücke beobachteten Neubildungen als zarte, conusartige Erhebungen bestehen, entwickelten sich nicht weiter und konnten in Folge dessen höchstens als unvollkommene Regeneration gedeutet werden. Kurz, wir gelangen zu dem Schluss, dass Theilstücke aus der Mitte des Körpers zwar im Stande sind, segmentirte Vorderregenerate zu bilden, doch geschieht dies nur in ziemlich vereinzelten Fällen und keinesfalls so häufig, wie es bei den Lumbriciden (Korschelt), *Lumbriculus* (v. Wagner) und auch bei Naïden, wie später die diesbezüglichen Experimente zeigen werden, der Fall ist.

Während das Regenerationsvermögen von *Tubifex* in der vordersten Körperregion am stärksten ausgebildet ist, nimmt es nach hinten zu merklich ab (Versuche E. VII bis XVII). Schon Theilstücke aus dem hinteren Körperdrittel waren niemals längere Zeit lebensfähig, und nur in seltenen Fällen entstanden an ihren Hinterenden Regenerationsknospen, während ich hier jedoch niemals eine Regeneration am Vorderende beobachten konnte. Waren die Wurmstücke der Gegend unmittelbar vor dem Schwanz entnommen, so erwiesen sie sich, übereinstimmend mit den Befunden Korschelt's an Lumbriciden und v. Wagner's an *Lumbriculus*, als überhaupt nicht regenerationsfähig.

III. Das Regenerationsvermögen von Naïs proboscidea.

Während HEPKE nur die bei der Regeneration von *Naïs elinguis* stattfindenden organo- und histogenetischen Vorgänge untersucht hat, macht RIEVEL über das Regenerationsvermögen von *Naïs proboscidea* folgende Angaben: »Die Neubildung des Vorderendes ging gleich gut von statten, ob viele oder wenige Segmente entfernt worden waren. — Die Zahl der an den Theilstücken haften bleibenden Segmente war verschieden groß. Sie war jedoch ohne Bedeutung, indem nämlich die Regeneration bei kleinen Theilstücken eben so gut eintrat wie bei größeren.« Da RIEVEL mit diesen wenigen Worten im Allgemeinen auch ungefähr das Richtige trifft, — denn *Naïs* besitzt in der That ein ganz hervorragendes Regenerationsvermögen, — und ich Wiederholungen mit den soeben bei der Regeneration von *Tubifex* gemachten Angaben vermeiden möchte, brauche ich die folgende Darstellung bezüglich der Regenerationsfähigkeit von *Naïs proboscidea* nur verhältnismäßig kurz zu behandeln.

a. Die Regeneration des Vorderendes bei Erhaltung des natürlichen Schwanzendes.

Versuchsreihe F.

Versuch	K.-Nr.	Operirt am	Zahl der Versuchsthiere	Amputirt	Erstes Auftreten von Regeneraten nach	Ergebnisse
I.	(70)	6. VI.	23	6—8 Segmente	3 Tagen	Nach 5 Tagen sämmtliche 23 Würmer mit V-Rg. Mund funktionsfähig. Nach 9 Tagen bereits Gliederung in 2—3 Segmente. (Sodann konservirt zwecks histolog. Untersuchung.)
II.	(72)	14. VI.	18	die vordere Körperhälfte	3 Tagen	Nach 5 Tagen sämmtliche 18 Würmer mit V-Rg. Nach Verlauf von $2^1/_2$ Wochen Gliederung derselben in 6—8 Segmente.
III.	(75)	25. VI.	30	d. Vorderende bis auf das hintere Körperdrittel, zum Theil sogar bis auf kleine Schwanzstücke von 10—15 Segm.	3—4 Tagen	Nach 4 Tagen zahlreiche V-Rg. Nach 10 Tagen 17 Würmer am Leben; 15 derselben mit V-Rg; unter ihnen auch mehrere, aus nur ca. 15 Segmenten bestehende Schwanzstücke. Gliederung der Rg. in 6—8 Segmente.

Die eben angeführten Versuche haben zunächst zu einem wichtigen, von den bei *Tubifex* gefundenen Verhältnissen abweichenden

Resultat geführt. Während nämlich bei diesem, eben so wie bei den Lumbriciden die Neubildung des Kopfes normalerweise (wenigstens in den weitaus meisten Fällen) auf die Entfernung von zehn bis zwölf, höchstens 15 Segmenten beschränkt ist, erfolgt bei *Naïs* auch nach Amputation von zahlreichen Segmenten, die sich selbst über die ganze vordere Körperhälfte und darüber hinaus erstrecken können, eine Regeneration des Vorderendes; ja selbst kleine Schwanzstücke, die nur etwa 15 Segmente umfassen, sind im Stande, ein segmentirtes Vorderende hervorzubringen. Wenn nun auch nicht immer genau die gleiche Anzahl der entfernten Segmente neugebildet wird, so ist dennoch immerhin die Segmentirung der Regenerate eine bei Weitem ausgedehntere als bei *Tubifex*; denn während bei diesem nur zwei bis drei Segmente regeneriren, konnte ich bei zahlreichen neugebildeten Vorderenden von *Naïs* eine Gliederung der Kopfregenerate in sechs bis acht Segmente mit Leichtigkeit feststellen. Ja es scheint mir durchaus nicht ausgeschlossen, vielmehr recht wahrscheinlich zu sein, dass es späterhin noch zu einer weiteren Segmentation kommt; mit Sicherheit ist jedoch diese Frage nur sehr schwer zu entscheiden, da bei den außerordentlich schnell verlaufenden Wachsthumsvorgängen der Regenerate eine Unterscheidung derselben vom übrigen Körpertheil schon nach kurzer Zeit nicht mehr möglich ist.

b. Die Regeneration des Hinterendes bei Erhaltung des natürlichen Kopfendes.

Versuchsreihe G.

Versuch	K.-Nr.	Operirt am	Zahl der Versuchsthiere	Amputation des Hinterendes bis auf	Auftreten von Regeneraten nach	Ergebnisse
I.	(71)	6. VI.	23	Kopfstücke v. 6—8 Segm.	—	Keine Regeneration
II.	(77)	25. VI.	20	Kopfstücke v. 6-10 Segm.	(3 Tagen)	1 H-Rg. an einem Kopfstück von 10 Segmenten. Im Übrigen keine Rg.
III.	(79)	9. VII.	15	Kopfstücke v. 6-10 Segm.	—	Keine Regeneration
IV.	(80)	9. VII.	24	Kopfstücke von 10—15 Segm.	2—3 Tagen	Nach 4 Tagen noch 15 Kopfstücke, von denen einige aus nur 10—12 Segmenten bestanden, lebend und sämmtlich mit H-Rg.
V.	(73)	14. VI.	18	die vordere Körperhälfte	2 Tagen	Sämmtliche 18 Würmer regenerirten ein segmentirtes Hinterende.

In Betreff der Regeneration des Hinterendes bei Erhaltung des natürlichen Vorderendes verhält sich *Naïs* im Allgemeinen eben so wie *Tubifex* und *Lumbriculus*. Schon nach Verlauf von 2—3 Tagen wird im Sommer gewöhnlich ein neues Hinterende regenerirt, vorausgesetzt, dass die Kopfstücke mindestens zehn bis zwölf Segmente oder eine größere Segmentzahl umfassen. Die Versuche hingegen, aus weniger als zehn bis zwölf Segmenten bestehende Kopfstücke zur Regeneration der entfernten Körpertheile zu bringen, führten, wie es auch bei *Tubifex* der Fall war, stets zu negativen Ergebnissen.

c. Die Regenerationsfähigkeit von Theilstücken nach Verlust des natürlichen Vorder- und Hinterendes.

Versuchsreihe H.

Versuch	K.-Nr.	Operirt am	Zahl der Theilstücke	Segmentzahl der Theilstücke	Körperregion	Ergebnisse	
I.	(76)	25. VI.	36	10—20	Aus der mittleren Körperregion.	Auftreten von H-Rg. nach 2 Tagen, von V-Rg. nach 3—4 Tagen. — Befund nach 8 Tagen: Lebend 23 Theilstücke; von denselben 4 ohne Rg., 3 nur mit H-Rg., 16 mit V-Rg. und H-Rg.	Die beobachteten V-Rg. ließen gewöhnlich nach Verlauf von ca. 14 Tagen eine Gliederung in 5—8 Segm. erkennen, während die H-Rg. stets zahlreiche Segm. neubildeten.
II.	(74)	14. VI.	60	10—15	Aus allen Körperregionen, indem 15 Würmer nach Amputation einiger Segmente am Vorder- u. Hinterende in je 4 Theilstücke zerlegt wurden (Nr. 1 bis Nr. 4 von vorn nach hinten).	Befund nach 6 Tagen: Nr. 1: 10 V-Rg. u. H-Rg. Nr. 2: 13 V-Rg. u. H-Rg. Nr. 3: 6 V-Rg. u. H-Rg. Nr. 4: 9 lebend, ohne Rg.	
III.	(78)	25. VI.	30	meist weniger als 12 Segm.	Aus der vorderen und mittleren Körperregion.	Nur 4 aus 10—12 Segm. bestehende Theilstücke regenerirten, und zwar 2 nur das Hinterende, die anderen 2 außerdem auch das Vorderende. Bei den übrigen 26 Stücken keine Rg.	
IV.	(81)	9. VII.	25	weniger als 10 Segm	Aus der vorderen u. mittleren Region.	Keine Regeneration (z. Th. lebend bis 14. VII.).	

Ein Blick auf die Versuchsreihe H. I und II lehrt, dass die mit kleinen Wurmstücken aus verschiedenen Körperregionen ausgeführten

Experimente bei *Naïs* bedeutend günstigere Resultate als bei *Tubifex* zur Folge hatten. Während bei letzterem Vorderregenerate nur die Geschlechtsorgane enthaltende Theilstücke häufig ausbilden, die der übrigen Körperregionen hingegen im Vergleich zu Hinterregeneraten nur verhältnismäßig selten, findet bei *Naïs* mit gleicher Regelmäßigkeit an Theilstücken aller Körperregionen, abgesehen von den überhaupt nicht regenerationsfähigen, der Gegend direkt vor dem Hinterende entlehnten Stücken, sowohl die Neubildung eines segmentirten Vorderendes als auch die des Hinterendes statt. Betrugen die Theilstücke jedoch weniger als zehn Segmente, so gingen sie auch bei *Naïs*, ohne zu regeneriren, nach kurzer Zeit zu Grunde (H. III und IV).

Auch successive Regenerationen von *Naïs* zu beobachten, hatte ich mehrmals Gelegenheit; da jedoch die nach dieser Richtung unternommenen Versuche in Folge zahlreicher während des Verlaufs derselben auftretender Knospungszonen nicht sicher zu Ende geführt werden konnten, bin ich leider nicht im Stande, hier bestimmte Daten anzugeben. Nach FRAISSE regeneriren Naïden mehr als zwölfmal das gleiche Stück ihres Körpers.

Ein Vergleich meiner Befunde an *Naïs proboscidea* mit den Ergebnissen v. WAGNER's an *Lumbriculus* beweist eine völlige Übereinstimmung in Betreff der Regenerationsfähigkeit beider Formen, und mit Recht weist RIEVEL die Angabe BÜLOW's zurück, dass die Naïden das Vermögen der Regeneration von Vorder- und Hinterende in geringerem Maße als *Lumbriculus* besäßen. Dass im Gegensatz zu *Tubifex* auch bei *Lumbriculus* eine Regeneration des Vorderendes selbst nach Amputation beliebig vieler Segmente mit Leichtigkeit eintritt, wie es ebenfalls bei *Naïs* geschieht, geht aus folgenden Worten v. WAGNER's hervor: »Stücke aus der hintersten Region des Wurmleibes scheinen bei geringer Größe überhaupt nicht reparationsfähig zu sein: sie gingen immer rasch zu Grunde .... Wesentlich anders ist das Bild, sobald solchen Wurmstücken das natürliche Hinterende (Schwanz) belassen wird, so dass nur ein neuer Kopftheil hervorzubringen bleibt; derartige Stücke repariren fast regelmäßig.« Zugleich ist aus diesen Angaben ersichtlich, dass das Regenerationsvermögen auch bei *Lumbriculus* eben so wie bei *Naïs*, *Tubifex* und den Lumbriciden im Bereich der hintersten Körperregion eine wesentliche Abschwächung erfährt.

Die Thatsache, dass *Naïs* und *Lumbriculus* hinsichtlich ihrer

Regenerationsfähigkeit im Allgemeinen auf einer bedeutend höheren Stufe als *Tubifex* und die Lumbriciden stehen, hängt unzweifelhaft mit dem Umstande zusammen, dass das Regenerationsvermögen in naher Beziehung zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung steht. Da sich Naïden und Lumbriculiden nicht nur geschlechtlich, sondern auch ungeschlechtlich mittels Theilung fortpflanzen, besitzen die betreffenden Regionen des Körpers naturgemäß eine größere Regenerationskraft als die sich auf rein geschlechtlichem Wege vermehrenden Tubificiden und Lumbriciden, bei welchen sich allerdings die Fähigkeit, verlorene Körpertheile neuzubilden, noch bis zu einem gewissen und zwar ziemlich bedeutenden Grade als äußerst wirksame Stütze im Kampfe ums Dasein bewahrt hat.

C. Zusammenfassung der Ergebnisse bezüglich des Regenerationsvermögens von Tubifex rivulorum und Naïs proboscidea.

1) Die Regeneration des Vorderendes von *Tubifex* erfolgt in der Regel nur nach Verlust von weniger als zehn bis zwölf Segmenten. Es findet stets nur eine Gliederung des Regenerates in drei Segmente statt. In seltenen Fällen kommt es auch nach Amputation zahlreicher Segmente zur Ausbildung von Regenerationsknospen, die meistens jedoch nicht entwicklungsfähig sind (unvollkommene Regeneration).

2) Die Regeneration des Vorderendes von *Naïs* tritt häufiger und schneller ein als bei *Tubifex*, indem sie nicht auf die Entfernung einiger weniger Segmente beschränkt ist, sondern eben so gut auch nach Verlust beliebig zahlreicher Segmente erfolgt. Eine Gliederung der Regenerate in sechs bis acht Segmente wurde oftmals beobachtet.

3) Kopfstücke von *Tubifex* und *Naïs* regeneriren nur dann ein neues Hinterende, wenn sie mindestens zehn bis zwölf Segmente umfassen.

4) Die Regenerationsfähigkeit des natürlichen Vorder- und Hinterendes beraubter Theilstücke hängt einerseits von ihrer Segmentzahl, andererseits aber besonders von dem Umstande ab, aus welcher Körperregion die Wurmstücke stammen. Sowohl bei *Tubifex* als auch bei *Naïs* ist nach der hinteren Körperregion zu eine deutliche Abnahme des Regenerationsvermögens zu konstatiren.

5) Die aus der vordersten, der die Genitalorgane ent-

haltenden Körperregion stammenden Theilstücke von *Tubifex* bilden häufig sowohl Vorder- als auch Hinterregenerate aus, während Stücke aus den übrigen Körpertheilen in den meisten Fällen nur das Hinterende, weniger häufig ein normales Vorderende regeneriren.

6) Theilstücke von *Naïs* aus allen Körperregionen (ausgenommen der hintersten) regeneriren Vorder- und Hinterenden gleich häufig.

7) Hinsichtlich des Regenerationsvermögens im Allgemeinen verhält sich *Tubifex* ähnlich wie die Lumbriciden, *Naïs* hingegen wie *Lumbriculus*. Die beiden letztgenannten Formen sind bedeutend regenerationsfähiger, da sie sich neben der geschlechtlichen Fortpflanzung in der Natur auch durch Theilung vermehren.

II. Theil.

Die regenerative Organogenese.

1. Die Regeneration des Ernährungsapparates.

A. Litterarisches.

Bezüglich der regenerativen Neubildung des Enddarmes bei *Lumbricus* und *Lumbriculus* gelangte H. Randolph (1892) zu dem Ergebnis, dass der Enddarm stets den ontogenetischen Vorgängen analog durch Bildung einer Ektodermeinstülpung (Proktodäum) entsteht.

Vollständig abweichend von diesen Befunden waren die Resultate v. Wagner's (1893), der ebenfalls die Regenerationsprocesse bei *Lumbriculus* untersuchte, jedoch fand, dass »die regenerative Entstehung des Vorder- und Enddarmes der embryonalen Entwicklung nicht entspricht, indem sie hier vom Ektoderm, dort vom Entoderm ausgeht«. — Durch spätere Arbeiten (1897 und 1899) bewies v. Wagner allerdings die Neubildung des Mundes mit Hilfe eines Stomodäums (siehe weiter unten) und behielt sich gleichzeitig betreffs der Regeneration des Hinterendes vor, dieselbe ebenfalls einer Nachuntersuchung zu unterziehen.

Die ersten Angaben v. Wagner's wurden durch Rievel (1896) an *Ophryotrocha puerilis*, *Naïs proboscidea* und den Lumbriciden völlig bestätigt, indem bei diesen sämmtlichen Formen, abgesehen davon, dass bei den genannten Polychäten eine Regeneration des Kopfes überhaupt nicht festgestellt werden konnte, sowohl der Vorder- als auch der Enddarm lediglich aus dem Entoderm, ohne jedwede Betheiligung des Ektoderms, hervorgehen sollten.

Den Ergebnissen der Untersuchungen v. Wagner's und Rievel's stehen die Resultate Hepke's (1896/97) über die Regeneration von *Naïs elinguis* schroff und unvermittelt gegenüber. Denn nach diesem Autor erfolgt die Neubildung des Darmkanals durchaus ektodermal, nämlich durch eine ektodermale Wucherung in Form eines soliden Zellstranges, der sich mit dem Vorderende des ento-

dermalen Darmes vereinigt. »Dieser Strang bekommt späterhin ein Lumen, welches bald mit einer im Ektoderm entstehenden Einbuchtung konfluirt, so dass nun am Kopfende der Mund mit dem Pharynx und am Schwanzende der Anus mit dem Enddarm regenerirt und dadurch die vollständige Kommunikation der Darmhöhle mit dem umgebenden Medium wiederhergestellt ist.«

Wiederum anders als sämmtliche bisher genannten Forscher beschrieb MICHEL (1896/98) die Bildung des Anus bei zahlreichen hinsichtlich der caudalen Regeneration untersuchten Chätopoden (*Allolobophora*, *Lumbricus*, *Tubifex*, *Lumbriculus*, *Capitella*, *Nerine*, *Eulalia*, *Nephthys*, *Nereïs*, *Hediste*), indem bei denselben unmittelbar nach der Operation eine einfache Verlöthung der Darmwände mit dem Körperepithel erfolgen sollte. Nach MICHEL wird also die durch die Resektion geschaffene Darmöffnung direkt zum Anus; es kommt also weder zu einem Verschluss des durchschnittenen Darmstumpfes, noch zur Bildung eines Proktodäums.

Demgegenüber konnte HAASE (1898) auf Grund seiner Studien über die Regenerationsvorgänge bei *Tubifex rivulorum* konstatiren, dass hier am Vorderende sowohl als auch am Hinterende nach der Operation regelmäßig ein Verschluss des Darmrohres gegen das Körperepithel hin stattfindet (mit v. WAGNER's, RIEVEL's und HEPKE's Angaben übereinstimmend). Während der Vorderdarm von *Tubifex* nach HAASE bei der Regeneration »mit Ausnahme einer kleinen vordersten Partie entodermaler und nicht wie in der Ontogenie ektodermaler Herkunft ist«, entsteht der Enddarm zwar ebenfalls ektodermal, jedoch tritt kein nach innen geschlossenes Proktodäum auf, sondern die ektodermale Einsenkung geht immer erst nach erfolgter Neubildung des Afters vor sich.

Zu dem gleichen Ergebnis wie HAASE gelangte HESCHELER (1898) bezüglich der Regeneration des Vorderdarmes der Lumbriciden, indem auch für diese der Nachweis geführt wurde, »dass bei der Regeneration ein Stomodäum epidermaler Abkunft gebildet wird, während das regenerirende Pharynxepithel aus den Zellen des alten Darmes hervorgeht«.

SCHULTZ (1899) behandelt die Regeneration der hinteren Körperhälfte bei Polychäten (*Harmothoë*, Sabelliden, *Phyllodoce*, *Nephthys*) und stellte zum ersten Male fest, dass die Neubildung des Afters bei derselben Species auf verschiedene Weise von statten gehen kann. Entweder verlöthen die Darmwände direkt mit dem Körperepithel (MICHEL), oder der durchschnittene Darm zieht sich zunächst in das Körperinnere zurück, seine Wände vereinigen sich mit einander, während sich zugleich auch das Körperepithel schließt, und erst sekundär vollzieht sich der Durchbruch des Darmes nach außen (v. WAGNER, RIEVEL, HEPKE, HAASE). Im Gegensatz zu den beiden letztgenannten Autoren fand SCHULTZ jedoch »selbst bei ganz ausgewachsenen Regeneraten keine Spur eines ektodermalen Enddarmes, sondern stets endete der Mitteldarm direkt am Analrand und seine Grenze mit dem Ektoderm trat scharf und deutlich hervor«.

Die Beobachtungen HAASE's und HESCHELER's betreffs der Regeneration des Vorderdarmes wurden durch v. WAGNER (1900) (wie bereits oben angedeutet wurde), in völlig übereinstimmender Weise auch bei *Lumbriculus* bestätigt, wie aus dem nachfolgenden, diesbezüglichen Endergebnis v. WAGNER's ersichtlich ist: »Der Darmtractus entsteht per reparationem fast in seiner ganzen Ausdehnung vom Entoderm, nur der vorderste, der spaltförmigen Mundöffnung unmittelbar benachbarte, übrigens sehr kurze Abschnitt (Mundhöhle) macht davon eine Ausnahme, da er gleich jener aus einer Einsenkung der Epidermis hervorgeht, mithin ektodermal veranlagt ist. Der Antheil des Ektoderms ist dabei

auffallend gering, so dass nur eine unerhebliche Anzahl Zellen in Betracht kommt.«

Auch die jüngste sich mit der Regeneration des Vorderendes von *Allolobophora* befassende Arbeit von JOHANNA KROEBER (1900) »an Experimental Demonstration of the Regeneration of the Pharynx of *Allolobophora* from Entoderm« bestätigte die Resultate der Untersuchungen HESCHELER's, HAASE's und v. WAGNER's bezüglich der ektodermalen Mundbildung und der entodermalen Regeneration des Schlundes.

Während sämmtliche bisher angeführten Untersuchungen nur die in Folge einer künstlichen Theilung eintretenden Regenerationsprocesse des Darmkanals behandelten, möchte ich im Folgenden der Vollständigkeit halber auch die Ergebnisse derjenigen Forscher kurz aufführen, welche die Neubildung des Darmes bei der natürlichen Theilung von Anneliden erörterten.

Die älteren Autoren, v. KENNEL (1882) und v. ZEPPELIN (1883) beschrieben bei der Knospung von *Ctenodrilus pardalis* und *monostylus* die Regeneration des Vorderdarmes (einschließlich des Schlundes), sowie diejenige des Enddarmes durch ansehnliche Ektodermeinstülpungen.

Übereinstimmend mit diesen Befunden waren die neueren Angaben MALAQUIN's (1895) über die Theilung von Filogranen und Salmacinen, bei denen ebenfalls der gesammte Vorderdarm aus dem Ektoderm regeneriren soll.

Demgegenüber haben wiederum die Untersuchungen v. BOCK's (1897) »über die Knospung von *Chaetogaster diaphanus*« und GALLOWAY's (1899) »on nonsexual reproduction in *Dero vaga*« zu dem gemeinsamen Resultat geführt, dass der regenerirte Vorderdarm mit Ausnahme des den Mund enthaltenden, ektodermalen Theils entodermalen Ursprungs ist. Bezüglich der Regeneration des Enddarmes wichen jedoch v. BOCK's und GALLOWAY's Befunde wieder wesentlich von einander ab, indem nach v. BOCK der Enddarm bei *Chaetogaster* rein entodermal durch direkte Verwachsung des abgerissenen Darmendes mit dem Hautmuskelschlauch entsteht, während sich nach GALLOWAY's Angaben bei *Dero* das alte Entoderm und die Körperwand nicht direkt im Analsegment vereinigen, sondern der Darm zur Bildung des Afters das Ektoderm erst durch einen wimpernden Auswuchs erreicht.

B. Beobachtungen über die Regeneration des Vorderdarmes.

Wie aus der so eben geschilderten Litteraturübersicht hervorgeht, erfreuen sich die über die Regeneration des Vorderdarmes vorliegenden Angaben der Autoren einer in den wichtigsten Fragen im Allgemeinen ziemlich weitgehenden Übereinstimmung. Abgesehen von den Darstellungen v. KENNEL's, v. ZEPPELIN's und MALAQUIN's bei natürlicher Theilung, sowie derjenigen HEPKE's bei der Regeneration von *Naïs elinguis* konstatirten die sämmtlichen übrigen Forscher (v. WAGNER, RIEVEL, HAASE, HESCHELER, KROEBER, v. BOCK und GALLOWAY) nicht nur eine von der Embryogenese abweichende regenerative Entstehung des Pharynx aus dem Entoderm, sondern gelangten mit alleiniger Ausnahme RIEVEL's auch in dem Punkte zu gleichem Er-

gebnis, dass der vorderste Theil des Darmrohres, die Mundhöhle, durch eine wenig umfangreiche Einstülpung des ektodermalen Körperepithels neugebildet wird.

Ich untersuchte die in Frage kommenden Verhältnisse neben *Tubifex* auch bei *Naïs proboscidea*, da die sich auf zwei verschiedene *Naïs*-Arten beziehenden Angaben RIEVEL's und HEPKE's sowohl den eben erwähnten Befunden der Autoren, als auch besonders einander direkt widersprechen, indem der gesammte Vorderdarm nach RIEVEL lediglich entodermal, nach HEPKE lediglich ektodermal regenerirt.

I. Die Regeneration des Vorderdarmes von Tubifex rivulorum.

In Bezug auf die regenerative Neubildung des Vorderdarmes von *Tubifex*, die ich nochmals eingehend untersuchte, befinde ich mich in der angenehmen Lage, die diesbezüglichen Angaben HAASE's vollkommen bestätigen zu können. Ich verweise daher an dieser Stelle auf die ausführliche Darstellung desselben und werde im Folgenden die bei der Regeneration des Vorderdarmes von *Tubifex* verlaufenden Vorgänge nur nochmals in gedrängter Kürze zusammenfassen:

Nach der Entfernung des Vorderendes findet zunächst in Folge des durch die Operation verursachten Reizes eine energische Kontraktion der Körpermuskulatur statt, wodurch eine Verengerung der Wunde und eine Vereinigung der durchtrennten Körperwände, sowie eine Zurückziehung des Darmrohres und ein Verschluss desselben bewirkt wird. Sodann wächst der an seinem Vorderende geschlossene Mitteldarm, indem sich seine Zellen langsam, aber stetig vermehren und das Darmlumen erhalten bleibt, nach vorn und ventral gegen das Körperepithel hin, bis er mit demselben in Berührung kommt. An dieser Berührungsstelle kann gewöhnlich schon frühzeitig eine seichte Einbuchtung der Epidermis beobachtet werden, die man zweckmäßig nach dem Vorgange v. WAGNER's als »Mundbuchteinziehung« bezeichnet. Dieselbe senkt sich in der Folgezeit mehr und mehr in die Tiefe und verlöthet mit den Darmepithelien, wobei zunächst noch die trennenden Kontouren beider Schichten deutlich hervortreten, die jedoch mit den weiteren Regenerationsvorgängen allmählich undeutlicher werden, um schließlich gänzlich zu schwinden. Mit fortschreitendem Wachsthum der Regenerationsknospe erfolgt sodann nach kurzer Zeit der definitive Durchbruch des Darmes und damit eine Wiederherstellung der Kommunikation zwischen Darmlumen und Außenwelt, womit die Neubildung des Vorderdarmes ihren Abschluss erreicht hat.

Der Darstellung HAASE's, welche durch dessen Abbildungen 1—8 in treffender Weise erläutert wird, habe ich nur hinsichtlich eines Punktes eine Ergänzung beizufügen, nämlich in Betreff der Verbindung des Darmes mit dem Epithel der Körperwand. Nach HAASE's Angaben bildet sich nämlich stets, noch bevor der auswachsende Darm die Epidermis erreicht hat, eine kleine Ektodermeinsenkung aus, die dem Darm entgegenwächst, sich an denselben anlegt und mit ihm verschmilzt (HAASE's Fig. 4 und 5). Neben diesem Befunde konnte ich jedoch auch häufig die Beobachtung machen, dass die Spitze des regenerirenden Mitteldarmes sich direkt durch die Epithelzellen der Körperwand durchschiebt, dieselben gewissermaßen keilförmig durchbrechend, ohne dass sich bisher das Ektoderm in die Tiefe eingesenkt hat. Die Feststellung dieses Verhaltens, das durch nebenstehende Textfig. 1 illustrirt werden soll, erschien mir desshalb von Wichtigkeit zu sein, weil ganz ähnliche Vorgänge bei den gleich zu schildernden Regenerationsprocessen bei *Naïs proboscidea* die Regel zu sein scheinen. In gleicher Weise beschreibt auch v. WAGNER bei *Lumbriculus* die beiden erwähnten, neben einander auftretenden Befunde hinsichtlich der Einsenkung des Vorderrandes des Darmrohres in die Epidermis: »Entweder verdrängt der Darm an der Berührungsstelle die Epithelzellen der Oberhaut in der Weise, dass er sich zwischen diese Zellen einkeilt, sie verdrängt und so nahezu unmittelbar nach außen hervortritt, oder es kommt dort nur zu einer mehr oder weniger innigen Aneinanderlagerung von Haut- und Darmepithel, wobei das letztere stets von der Epidermis überkleidet bleibt.«



Textfig. 1.

II. Die Regeneration des Vorderdarmes von Naïs proboscidea.

Bei der Prüfung der histologischen Verhältnisse betreffs der Regeneration des Vorderdarmes bei *Naïs proboscidea* konnte ich nachweisen, um das Resultat gleich vorwegzunehmen, dass auch hier die

Neubildungsprocesse den bei *Tubifex* geschilderten Vorgängen im Wesentlichen entsprechen. Meine diesbezüglichen Beobachtungen werden durch meine Abbildungen 1—5 veranschaulicht. Fig. 1 stellt zunächst ein 56 Stunden altes Stadium dar: es ist bereits zu einem Verschluss der Leibeshöhle gekommen, die durchtrennte Körperwand hat sich wieder geschlossen, und ihre Epithelzellen befinden sich in reger Wucherung (*wu*). Die letztere hat jedoch mit der Regeneration des Darmrohres durchaus nichts zu thun, wie es HEPKE für *Naïs elinguis* angegeben hat, sondern hängt lediglich mit der Neubildung der nervösen Elemente, besonders des oberen Schlundganglions und der Schlundkommissuren zusammen. Den Darm sehen wir weit in das Körperinnere zurückgezogen, wo er eine ziemlich kompakte Masse darstellt und blind endigt. Wie aus zahlreichen mitotischen Zelltheilungsfiguren, die uns auf diesem, sowie dem in Fig. 2 wiedergegebenen, 70 Stunden alten Stadium entgegentreten, ersichtlich ist, findet jetzt ein rasches, nach vorn und ventral gerichtetes Wachsthum des Darmes statt. In Fig. 2 durchbricht der Darm das Körperepithel, indem er fast direkt nach außen hervortritt; auch die Mundbuchteinziehung (*mb*) ist bereits, obwohl nur schwach ausgeprägt, jedoch deutlich erkennbar, während im Übrigen das Ektoderm an der Regeneration des Darmes bisher keinen Antheil hatte; denn das ganze umfangreiche Zellmaterial des Vorderdarmes ist ausschließlich aus dem Entoderm hervorgegangen. Bemerkenswerth ist, dass der Darm bisher noch keine Spur eines Lumens aufweist, seine Zellen sind vielmehr dicht an einander gelagert und befinden sich noch immer in reger Vermehrung. Ich hebe noch besonders hervor, dass die in Fig. 2 besonders deutlich und auch in Fig. 1 schon sichtbare kompakte Beschaffenheit des vorderen Darmendes nicht etwa, wie man vermuthen könnte, auf einer flachen Führung der betreffenden Schnitte beruht, sondern vielmehr der wirklichen Beschaffenheit desselben entspricht. Ein etwas älteres Stadium im Alter von 79 Stunden führt uns Fig. 3 vor Augen: Die Mundbucht hat an Tiefe beträchtlich zugenommen, die ektodermale Körperwand hat sich jederseits zur Mundbildung eingesenkt (*epst*), und im Darm sind bereits die ersten Anfänge einer Lumenbildung zu konstatiren. Jetzt erfährt das Regenerat eine weitere Differenzirung, indem die entodermalen Darmzellen an der dorsalen Wand eine wulstförmige Auftreibung bilden, welche die Schlundkopfanlage (*ph*) darstellt, während sich die ventrale Darmwand aus verhältnismäßig dünnen Zellenlagen zusammensetzt (Fig. 4; $3^1/_2$ Tage alt). (Die Neubildung der Pharynx-Muscularis habe ich im Einzelnen nicht genau

verfolgt, doch halte ich ihre Entstehung aus ektodermalen Elementen, die sich dem entodermalen Darm anlagern, für höchst wahrscheinlich.) Ein vollständig normal aussehendes, regenerirtes Vorderende im Alter von 6 Tagen zeigt uns endlich die Abbildung 5: das ganze Regenerat hat sich mehr in die Länge gestreckt, die charakteristische Kopfform ist wieder hergestellt, und die Darmhöhle hat sich zusehends erweitert. Der definitive Mund ist völlig entwickelt und besteht aus einer geringen Anzahl von Epidermiszellen, während der gesammte übrige Vorderdarm seine Regeneration dem Entoderm verdankt.

Aus der bisherigen Schilderung geht mit Deutlichkeit hervor, dass das Endergebnis bezüglich der Regeneration des Vorderdarmes von *Tubifex* und *Naïs* das völlig gleiche ist, wenn auch im Einzelnen die regenerativen Bildungsvorgänge bei beiden Arten in mancher Hinsicht verschiedenartig verlaufen. Vor Allem muss darauf hingewiesen werden, dass der Vorderdarm von *Tubifex* während der ganzen Regenerationsperiode niemals sein Lumen verliert, wie aus den Abbildungen HAASE's erkennbar ist und wie auch ich, die Richtigkeit derselben bestätigend, öfters zu beobachten Gelegenheit hatte. Anders liegen die Verhältnisse bei *Naïs*. Hier haben sowohl RIEVEL wie HEPKE übereinstimmend die erste Anlage des Vorderdarmes als eine solide Zellenknospe beschrieben, und zwar mit vollem Recht, denn in der That erfolgt die Lumenbildung bei *Naïs* erst ziemlich spät, gewöhnlich erst nach erfolgtem Durchbruch des Darmes durch das Körperepithel (Fig. 1—4). Suchen wir nach einer Erklärung des bei den untersuchten Formen konstatirten, von einander abweichenden Verhaltens, so können wir diese Frage wohl dahin beantworten, dass die geschilderten Neubildungsprocesse bei *Naïs*, wie ich schon öfters hervorheben musste, außerordentlich viel rascher als bei *Tubifex* verlaufen. Denn während bei diesem Wurm bis zur Wiederherstellung eines funktionsfähigen Mundes selbst im Sommer ein Zeitraum von mindestens 12—14 Tagen zu verstreichen pflegt und sich indessen die Darmzellen zwar andauernd, aber langsam und allmählich vermehren, wird bei *Naïs* das völlig gleiche Resultat in bedeutend kürzerer Zeit, oft schon in 3—4 Tagen erreicht; die Folge davon ist natürlich eine in Anbetracht der Kürze der Zeit zur Wiederherstellung der normalen Verhältnisse nöthig gewordene regere Vermehrung der Darmzellen, welche in rascher Aufeinanderfolge so zahlreich entstehen, dass sie sich nicht mehr regelmäßig in das Epithel der Darmwände einordnen können; sie füllen in Folge dessen den vorderen Theil des ohnehin nicht leistungsfähigen Darmrohres vollkommen aus, und erst

mit der Regeneration des Mundes kommt es zugleich auch zu einer allmählichen Ausbildung der Darmhöhle. Die hier in Frage kommenden Regenerationsvorgänge scheinen sich bei *Lumbriculus* in übereinstimmender Weise mit *Tubifex* zu vollziehen. »Das Material zur Reparation des Vorderdarmes,« schreibt v. WAGNER, »wird durch diffuse, aber lang anhaltende Zellenvermehrung des Darmepithels im Umkreise der Wundränder hervorgebracht. Niemals wird eine solide Zellenknospe gebildet, sondern Darmepithel und Darmlumen wachsen gemeinschaftlich in gleichem Tempo aus, so dass die epitheliale Anordnung der Darmzellen als Wandung eines Hohlraums zu keiner Zeit vermisst wird.«

Meine an *Naïs* gewonnenen Ergebnisse betreffs der Neubildung des Vorderdarmes decken sich zwar zum großen Theil mit der Darstellung RIEVEL's, deren Schwerpunkt hauptsächlich in der von den ontogenetischen Vorgängen abweichenden Regeneration des Pharynx lag; jedoch hat RIEVEL, wahrscheinlich in Folge der von ihm angewandten einfachen Färbungsmethoden (Durchfärbung der ganzen Objekte nach Sublimatkonservirung), die geringe ektodermale Einsenkung vollständig übersehen, indem er behauptete, »dass es zu einer Bildung des Vorderdarmes einzig und allein aus dem Mitteldarm kommt, während sich das Körperepithel nur passiv verhält und keine Spur einer Einstülpung erkennen lässt«.

Durchaus nicht stimmen hingegen meine Beobachtungen mit den sich auf *Naïs elinguis* beziehenden Angaben HEPKE's überein, der den gesammten Vorderdarm mit Einschluss des Pharynx aus Ektodermwucherungen hervorgehen lässt (s. Litteraturübersicht), während der alte Darm an seiner Durchschneidungsstelle zwar »eine geringe Anzahl« von Zellen producirt, »die jedoch für die Förderung der Regeneration selbst nahezu bedeutungslos sind«. Mit v. WAGNER halte ich eine derartige fundamentale Differenz in Bezug auf die hier in Rede stehenden Regenerationsprocesse bei zwei Arten derselben Gattung für ausgeschlossen und muss in Folge dessen die Befunde HEPKE's für irrthümlich erklären, zumal sich dieselben auch mit denjenigen der übrigen Autoren in keiner Weise vereinbaren lassen.

Von zahlreichen Seiten ist vielmehr, und zwar in weitgehender Übereinstimmung für die verschiedensten Oligochäten- und Polychäten-Species (*Tubifex*, *Naïs*, *Lumbriculus*, *Chaetogaster*, *Lumbricus*, *Allolobophora*, *Dero*), der Beweis erbracht, dass bei der Regeneration nur die wenig umfangreiche Mundhöhle ektodermalen Ursprungs ist, während der gesammte übrige Vorderdarm

(Pharynx) im Gegensatz zur Ontogenie vom Entoderm gebildet wird. Mithin darf dieses Ergebnis nunmehr wohl als unzweifelhaft feststehende Thatsache betrachtet werden.

C. Beobachtungen über die Regeneration des Enddarmes.

Während die Untersuchungen über die Regeneration des Vorderdarmes zu dem sicheren Resultat geführt haben, dass der Mund aus dem Ektoderm, der Pharynx jedoch aus dem Entoderm hervorgeht, weichen die zahlreichen über die Regeneration des Enddarmes vorliegenden Angaben gerade in den wichtigsten Punkten stark von einander ab. Wie aus der diesem Abschnitt vorausgeschickten Litteratur-Zusammenstellung ersichtlich ist, erfolgt die Neubildung des Enddarmes nach v. KENNEL, v. ZEPPELIN und RANDOLPH analog der Embryonalentwicklung durch Bildung eines Proktodäums, nach MICHEL und v. BOCK hingegen durch einfache Verlöthung des Darmes mit dem Körperepithel. v. WAGNER, RIEVEL, HEPKE und HAASE schildern zwar übereinstimmend ein regelmäßiges Verwachsen der Wände des Körperepithels und einen Verschluss des amputirten Darmendes, kommen jedoch hinsichtlich des Entstehungsmodus des neuen Afters wiederum zu völlig widersprechenden Ergebnissen: Nach v. WAGNER und RIEVEL nämlich geht die Bildung desselben rein entodermal, nach HAASE und HEPKE hingegen ektodermal vor sich; während HAASE jedoch den Enddarm durch Verschmelzung des gegen die Körperwand auswachsenden Darmes mit dem Körperepithel und eine »nach dem Durchbruch« auftretende Ektodermeinstülpung entstehen lässt, beschreibt HEPKE ein Auswandern von Ektodermzellen nach dem Darmende in Form eines Stranges, dessen Lumen mit dem des Darmes konfluirt. Eine etwas vermittelnde Stellung nimmt SCHULTZ ein, indem derselbe einerseits die Angaben MICHEL's und v. BOCK's und andererseits auch diejenigen v. WAGNER's und RIEVEL's bestätigt, niemals jedoch einen ektodermalen Enddarm wie RANDOLPH, HEPKE und HAASE beobachtet hat.

Trotz dieser vielfachen erheblichen Differenzen in den von den Autoren gewonnenen Resultaten, die nicht nur auf der Verschiedenheit der untersuchten Arten, sondern zum Theil wohl sicherlich auch auf Beobachtungsfehlern beruhen, stehen sich die einzelnen Befunde dennoch nicht ganz so schroff und unvermittelt gegenüber, wie es wohl auf den ersten Blick den Anschein hat. Ich konnte nämlich auf Grund meiner Studien als Endergebnis feststellen, dass die Bildungsprocesse bei der Regeneration des Hinterendes

durchaus nicht immer in typisch gleichartiger Weise zu verlaufen brauchen, sondern auch bei ein und derselben Species auf verschiedene Art von statten gehen können. Auf welche Weise dieses bei den von mir untersuchten Arten, *Tubifex rivulorum* und *Naïs proboscidea*, geschieht, soll im Folgenden näher erläutert werden.

III. Die Regeneration des Enddarmes von Tubifex rivulorum.

a. Mit Verschluss des Darmes, ohne Neubildung von Segmenten.

Der regelmäßigste und häufigste Verlauf der Regeneration des Enddarmes von *Tubifex* geht zunächst in der von HAASE ganz richtig beschriebenen Weise vor sich, dass sich der Darm, eben so wie wir es bei der Amputation des Vorderendes konstatirt haben, nach eingetretenem Wundverschluss kontrahirt und sich in das Körperinnere zurückzieht, während das Körperepithel ununterbrochen über ihn hinwegzieht (Fig. 6). Sodann findet wiederum den Verhältnissen am Vorderende anolog, ein allmähliches Wachsthum des Darmes gegen das Körperepithel hin statt, bis er dasselbe erreicht und mit ihm verlöthet, ein Verhalten, wie es bekanntlich auch v. WAGNER, RIEVEL, HAASE und SCHULTZ bei ihren Untersuchungen beobachtet haben. Nach HAASE's Angaben konnte sich bei *Tubifex* das Wachsthum des Darmes verschiedenartig gestalten, indem entweder »eine Art von Spitzenwachsthum« eintrat (HAASE's Fig. 13) oder der Darm seine keulenförmige Gestalt beibehielt. Ich konnte jedoch stets und zwar auf meinen sämmtlichen diesbezüglichen Präparaten nur den letzteren Befund wahrnehmen, immer zeigte der Darm an seinem Vorderende ein abgerundetes Aussehen (Fig. 6, 9 und 10).

Der Durchbruch des Darmes und somit die Neubildung des Anus scheint nun bei *Tubifex* auf verschiedene Weise erfolgen zu können, je nachdem die Regeneration des Enddarmes mit oder ohne Neubildung von Segmenten verbunden ist. Wie ich schon im ersten Theile meiner Arbeit erwähnte (s. p. 16), gingen die Regenerationsvorgänge am Hinterende regelmäßig ohne sichtliche Neubildung von Segmenten vor sich, wenn ich den Versuchsthieren nur eine geringe Zahl, etwa zehn Segmente vom normalen Hinterende entfernte (Versuchsreihe C. XVII bis XIX). In derartigen Fällen vollzog sich der Durchbruch des vorher geschlossenen Darmes nach außen, indem das Körperepithel dem Andrange des auswachsenden Darmes nachgab, durchriss und einfach mit den Darmwänden verlöthete, wodurch eine Kommunikation

mit der Außenwelt bewerkstelligt war. Auf diese Weise hat sich die Wiederherstellung der hinteren Darmöffnung in dem 60 Stunden alten Stadium der Fig. 7 vollzogen; vermöge ihrer differenten Färbbarkeit sind die Darm- und Körperepithelzellen noch deutlich von einander zu unterscheiden, und andererseits lässt auch eine feine Kontourlinie die Grenze zwischen diesen beiden Zellenschichten noch klarer hervortreten. Während das Körperepithel bisher nur eine durchaus passive Rolle gespielt hat, senkt es sich erst jetzt, also nach dem bereits erfolgten Durchbruch des Darmes etwas in die Tiefe ein und bewirkt so die Bildung eines kurzen »ektodermalen« Enddarmes, wie aus der Fig. 8 deutlich ersichtlich ist.

Die soeben geschilderten Regenerationsvorgänge bestätigen durchaus die Ergebnisse HAASE's, und auch meine Präparate glichen in allen Punkten den HAASE'schen Abbildungen (Tafel I, Fig. 11—14 und Taf. II, Fig. 15 u. 16). Wie genannter Autor selbst angiebt (p. 221), entfernte er den für das Studium der Regeneration des Enddarmes bestimmten Würmern »meist nur etwa zehn Segmente und nie mehr als $1/5$ bis $1/4$ der ganzen Länge der Versuchsthiere« und vermochte ebenfalls bei derartig operirten Thieren niemals eigentliche Regenerationsknospen zu beobachten, sondern mit der sich in der oben beschriebenen Weise vollziehenden Neubildung des Afters schien auch die Regeneration ihren Abschluss erreicht zu haben. HAASE äußert sich hierüber wie folgt: »Von einer aus einem umfangreichen Zellmaterial gebildeten Regenerationsknospe kann bei *Tubifex* nicht die Rede sein . . . Denn schon in sehr kurzer Zeit, zumal bei normalen Lebensverhältnissen, sieht man die Körperschichten in einem von dem gewöhnlichen Verhalten kaum erheblich abweichenden Zustande.«

Amputirte ich hingegen den Versuchsthieren am Hinterende nicht nur einige wenige Segmente, sondern eine größere Anzahl, etwa die ganze hintere Körperhälfte oder sogar den ganzen hinteren Körpertheil bis auf Kopfstücke von nur 12 bis 15 Segmenten (Versuchsreihe C, VI bis XVI), so traten gewöhnlich nach einiger Zeit typische Regenerationsknospen auf, die sich schon äußerlich als solche durch ihre hellere Farbe und ihren geringeren Umfang erkennen ließen und sich in Folge dessen scharf vom übrigen Körper absetzten. Die Neubildung des Afters erfolgte nun an derartigen, des Hintertheils beraubten Vorderenden übrigens ebenfalls häufig in der bereits beschriebenen Weise direkt an der Durchschneidungsstelle ohne jede Neubildung von Segmenten, also bereits vor der Ausbildung einer eigentlichen Regenerationsknospe und zwar oft schon 2—3 Tage nach der Operation.

In anderen Fällen hingegen und, wie aus meinen Beobachtungen hervorzugehen scheint, besonders in der kälteren Jahreszeit, geht der Neubildungsprocess des Afters beträchtlich langsamer vor sich, indem er erst nach Bildung einer bereits mehr oder minder entwickelten Knospe beginnt, d. h. mit einer Segmentneubildung verbunden ist.

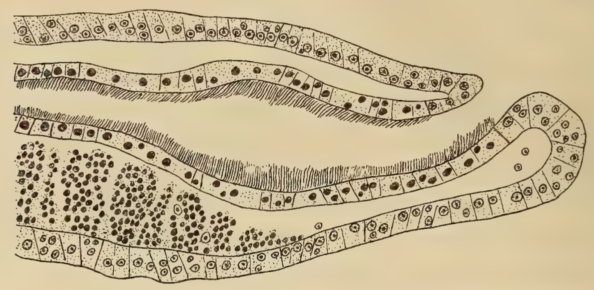
b. Die Regeneration des Enddarmes mit Verschluss des Darmes und Neubildung von Segmenten (Proktodäum).

Da diese Bildungsweise des Afters dadurch von besonderem Interesse ist, dass derselbe nicht durch einfache Verlöthung von Darm- und Körperepithel, sondern durch Vermittelung einer, wenn auch nicht besonders umfangreichen, ektodermalen Einstülpung, eines Proktodäums, entsteht, so möchte ich die betreffenden Vorgänge (an der Hand der Abbildungen 9 bis 13) näher beschreiben.

Fig. 9 stellt zunächst ein ziemlich umfangreiches Hinterregenerat dar, das trotz seines Alters von 9 Tagen noch keinen neugebildeten After aufweist, vielmehr den Darm als noch geschlossen erkennen lässt, indem dieser noch nicht einmal das Körperepithel erreicht hat. Was das letztere anbetrifft, so ist es zwar an der Ventralseite, das neue Bauchmark bildend, in starker Wucherung begriffen, zeigt jedoch, indem es das Hinterende der jungen Knospe kontinuirlich abschließt, noch keinerlei Veränderung an der Stelle des künftigen Afters. Bald macht sich hier jedoch eine deutliche, wenn auch zunächst sehr kleine Einbuchtung des Ektoderms bemerkbar, die als Afterbucht (*ab*) dem geschlossenen Darm entgegenwächst und sobald sie denselben erreicht hat, mit den entodermalen Zellschichten verschmilzt. Die Fig. 10 und 11 veranschaulichen die erwähnten Vorgänge, die jetzt in rascher Aufeinanderfolge verlaufen. Ein etwas älteres Stadium wird durch die Abbildung 12 illustrirt; die ekto- und entodermalen Elemente sind noch mit großer Deutlichkeit unterscheidbar, die Ektodermeinstülpung hat jedoch unterdessen an Ausdehnung beträchtlich zugenommen, und die den Boden der Einsenkung bildenden Zellen weichen bereits in Folge des durch den Darm verursachten starken Innendrucks aus einander, so dass also der Darmdurchbruch nach außen nahe bevorsteht. Auf der folgenden Abbildung, Fig. 13, ist derselbe bereits erfolgt, und die Verhältnisse gleichen fast vollkommen denen eines normalen, unversehrten Wurmes, indem das Entoderm glatt in das Ektoderm übergeht, welches also seinerseits die Regeneration eines kurzen Enddarmes übernommen hat. Einerseits verläuft also diese Art der regenerativen Neubildung des Enddarmes den sich am Vorderende bei der Bildung

des Stomodäums vollziehenden Vorgängen analog, entspricht zugleich aber andererseits auch vollkommen der Embryonalentwicklung, bei der bekanntlich ebenfalls ein Proktodäum gebildet wird.

Während meine soeben geschilderten Beobachtungen betreffs des Auftretens eines Proktodäums mit den Ergebnissen RANDOLPH's bei der Regeneration des Hinterendes von *Lumbricus* und *Lumbriculus*, sowie auch mit den Resultaten v. KENNEL's und v. ZEPPELIN's bei der natürlichen Theilung von *Ctenodrilus* übereinstimmen, hat HAASE eine solches Proktodäum bei seinen Untersuchungen über die Regeneration von *Tubifex* überhaupt nicht zu Gesicht bekommen, hebt vielmehr ausdrücklich hervor, »dass die Verschmelzung des Darmepithels und der Durchbruch der Öffnung stets dem Auftreten der ektodermalen Einstülpung vorangeht, und dass also nicht ein nach



Textfig. 2.

innen geschlossenes Proktodäum vorhanden ist, wie man dies vielleicht nach der Bildung des Stomodäums erwarten könnte«. Diese, wie man sieht, nicht ganz vollständigen Befunde HAASE's erscheinen uns jetzt nach obigen Auseinandersetzungen leicht erklärlich; denn da bei den Untersuchungen dieses Autors stets nur eine Amputation einiger weniger Segmente am Hinterende stattfand, traten hier auch keine typischen Regenerationsknospen auf, sondern der Regenerationsprocess des Enddarmes musste immer ohne Bildung neuer Segmente und also auch ohne Auftreten eines Proktodäums verlaufen.

Bevor ich in der weiteren Beschreibung der verschiedenen Entstehungsweisen des Enddarmes fortfahre, möchte ich an dieser Stelle einer interessanten Beobachtung, welche die Lage des regenerirten Afters betrifft, Erwähnung thun. Während derselbe nämlich normaler Weise direkt am Ende des Körpers liegt, nimmt er an jungen Regeneraten mitunter eine dorsale Lage ein (Textfig. 2), und erst mit fortschreitendem Wachsthum der Knospe findet in derartigen Fällen

späterhin eine Verlagerung der Öffnung an die terminale Spitze des Regenerats statt, eine Erscheinung, die ja bekanntlich auch in der Embryonalentwicklung der Oligochäten häufig aufzutreten pflegt. Ein gleiches Verhalten des Afters bei der Regeneration haben bereits KORSCHELT bei den Lumbriciden, sowie MICHEL und SCHULTZ bei Polychäten beobachtet; hingegen sind ähnliche Befunde bei Limicolen, so weit ich feststellen konnte, bisher nicht beschrieben.

Dieses auffallende Verhalten des Afters beruht wohl auf der Thatsache, dass das Wachsthum der Bauchseite in Folge der hier stattfindenden Wucherungsprocesse bei der Neubildung des Nervensystems schneller vor sich geht als dasjenige der Rückenseite, die im Wachsthum etwas zurückbleibt. Während KORSCHELT in der anfänglichen Rückenlage des Afters bei *Lumbricus* einen Anklang an ontogenetische Vorgänge, wo sich ebenfalls die Bauchseite schneller als die Rückenseite entwickelt, erblickt, wird von SCHULTZ betont, dass die gleichen Beobachtungen auch bei der Regeneration von Polychäten, obwohl dieselben ontogenetisch durchaus keinen Unterschied im Wachsthum der Bauch- und Rückenseite zeigen, nachweisbar seien.

c. Die Regeneration des Enddarmes ohne Verschluss des Darmes, durch direkte Verlöthung desselben mit dem Körperepithel.

Während nach HAASE's Angaben zur Wiederherstellung des Afters im Frühjahr bis Herbst 7—9, im Winter 10—12 Tage erforderlich sind, vermochte ich ziemlich häufig schon bedeutend kürzere Zeit nach der Operation, sogar bereits vor Ablauf eines Tages, eine wieder erfolgte Neubildung eines funktionsfähigen Afters zu beobachten. Anstatt dass sich nämlich die durchschnittenen Darmwände, die unmittelbar nach der Operation gewöhnlich etwas über das Körperepithel hervorragen, bei ihrer Kontraktion einander näherten und verwuchsen, wie es in den bisher beschriebenen Fällen geschah und nach HAASE's Darstellung regelmäßig der Fall sein würde, kam es oft direkt zu einer Verschmelzung von Darm- und Körperepithel, so dass die hintere Darmöffnung während der ganzen Regenerationsperiode erhalten blieb. Die Fig. 14, welche ein Hinterende von *Tubifex* im Alter von 16 Stunden nach der Amputation darstellt, demonstrirt uns eine derartige direkte Verlöthung der beiden Epithelien, die sich, wie deutlich ersichtlich ist, zur Bildung des Anus einfach an einander gelegt haben und in diesem Zustand mit einander verwachsen. Die etwaige Annahme, dass vorher bereits ein

Zurückziehen und ein Verschluss des Darmes oder nach so kurzer Zeit (16 Stunden) der Durchbruch wieder stattgefunden hat, dürfte wohl wenig Wahrscheinlichkeit für sich haben, zumal die gleichen Vorgänge bei *Naïs* (siehe p. 43) in noch kürzerer Zeit vor sich gehen; noch viel weniger berechtigt wäre der Einwand, dass noch nachträglich ein Verschluss des Darmes eintreten wird. Meine soeben geschilderten Beobachtungen sind im Wesentlichen identisch mit den von MICHEL und SCHULTZ gewonnenen Resultaten. Während Ersterer jedoch diese Art der Regeneration des Afters als die typische und bei den von ihm untersuchten Oligochäten und Polychäten allein vorkommende hinstellte, konnte SCHULTZ eben so wie ich bei ein und derselben Species verschiedene Befunde konstatiren. Ich gebe die betreffende Stelle der Abhandlung dieses Autors hier wieder: »Betrachten wir zunächst, was gleich nach der Durchschneidung der Würmer mit dem Darm geschieht. Nach den meisten Autoren schließt sich Darm und Körperepithel, nach MICHEL nicht. Nun konnte ich Folgendes beobachten. In einigen Fällen sah ich wirklich den Darm sich zurückziehen, das Körperepithel sich über ihm schließen, die Darmwände mit einander verwachsen. Sehr bald schon, oft am dritten Tage, bricht der Darm wieder durchs Körperepithel durch, und seine Wände verwachsen mit dem Epithel des Körpers. Diese Beobachtungen würden also mit denjenigen v. WAGNER's, RIEVEL's und HAASE's übereinstimmen. In anderen Fällen sah ich aber oft, bei *Harmothoë*-Arten sogar fast immer, dass der Darm sich nicht zurückzog, das Körperepithel sich nicht schloss und dass die Darmwände direkt mit dem Körperepithel verlötheten. Dies würde mit der Beschreibung MICHEL's übereinstimmen.« Trotz dieser weitgehenden Übereinstimmung der Darstellung SCHULTZ's mit der meinigen, muss ich dennoch auch auf erhebliche Differenzen hinweisen. Während nämlich ältere Stadien des regenerirten Hinterendes von *Tubifex* stets einen kurzen ektodermalen Enddarm aufweisen (Fig. 8 und 13), indem auch bei dem zuletzt beschriebenen regenerativen Entstehungsmodus des Afters, wie wohl angenommen werden muss, späterhin eine geringe Ektodermeinsenkung in die Tiefe erfolgt, konnte SCHULTZ »selbst bei ganz ausgewachsenen Regeneraten keine Spur eines ektodermalen Enddarmes« konstatiren und schloss aus dieser Beobachtung, »dass ein Enddarm bei der Regeneration überhaupt nicht neugebildet wird, dass vielmehr nur eine funktionelle Anpassung des Mitteldarmes an die Funktionen des Enddarmes stattfindet«. Mag nun auch dieses Resultat SCHULTZ's als für Poly-

chäten geltend zutreffend sein, was sich einer genaueren Beurtheilung meinerseits entzieht, jedenfalls erfolgt bei *Tubifex* nach einer Amputation des Hinterendes, wenn auch in verschiedener Weise, die Neubildung eines kurzen ektodermalen Enddarmes, so dass bei der Regeneration ein gleiches Endergebnis wie in der Ontogenie erzielt wird.

IV. Die Regeneration des Enddarmes von Naïs proboscidea.

Bezüglich der Regeneration des Enddarmes von *Naïs proboscidea* kann ich meine Beobachtungen kurz zusammenfassen, da sie die an *Tubifex* erlangten Ergebnisse bestätigen. Denn auch die am regenerirenden Hinterende von *Naïs* verlaufenden Vorgänge können sich auf verschiedene Weise vollziehen; und zwar kommt es nach der Operation entweder und, wie mir scheint, sogar häufiger als bei *Tubifex* zu einer direkten Vereinigung von Darm und Körperepithel, so dass also eine Öffnung am Hinterende dauernd persistirt, oder der Darm zieht sich zunächst zurück, schließt sich und erst sekundär wird die Verbindung mit der Körperwand wieder hergestellt. Auf die erste Art hat sich die Neubildung des Afters, der sich schon intra vitam durch Abgabe von Kothballen als funktionsfähig erkennen ließ, an dem in Fig. 15 dargestellten, erst »acht Stunden« alten Hinterende vollzogen. Die Fig. 16 zeigt uns hingegen einen Darm in geschlossenem und retrahirtem Zustand, obwohl dieses Stadium bereits ein Alter von 48 Stunden aufweist. Darauf erfolgt der weitere Verlauf der Regeneration in der von RIEVEL beschriebenen Weise, »indem der Darm bis dicht an den epithelialen Überzug der jungen Knospe heranrückt und die etwas abgeflachten Darmepithelien sich unmittelbar an das äußere Körperepithel anlegen, welches sich zu einer ganz schmalen, dünnen Zellschicht ausgezogen hat. Schließlich wird der Innendruck so groß, dass das Körperepithel den Widerstand nicht mehr überwinden kann, es giebt nach, der Darm tritt durch das Körperepithel nach außen, und seine Wand verlöthet jederseits mit der Körperwand (Taf. XII, Fig. 6 und 7)«. RIEVEL hat jedoch seine Beobachtungen nicht lange genug fortgesetzt, indem er zwar erwähnt, »dass sich späterhin der etwas über das Niveau hervorragende After zurückzieht,« daneben jedoch gleichzeitig betont, »dass von einer der Embryonalentwicklung ähnlichen Einstülpung des Ektoderms nichts zu bemerken war«. Wie ich jedoch auf Grund meiner Präparate versichern kann, findet auch am regenerirenden Hinterende von *Naïs* den bei *Tubifex* gefundenen Verhältnissen völlig entsprechend, nach

erfolgtem Durchbruch des Darmes eine geringe Einsenkung des Körperepithels zur Bildung eines ektodermalen Enddarmes statt; dieses Resultat führt uns Fig. 17 vor Augen.

Ob neben den beschriebenen Regenerationsprocessen des Enddarmes von *Naïs* auch eine Neubildung desselben mittels eines Proktodäums vorkommt, wie es bei *Tubifex* und nach RANDOLPH auch bei *Lumbricus* und *Lumbriculus* der Fall sein kann, vermochte ich leider mit Sicherheit nicht zu entscheiden, halte jedoch eine derartige Bildung durchaus nicht für ausgeschlossen.

Die Epithelauskleidung des regenerirten Darmes der Naïden besteht wie im normalen Wurm aus echten Flimmerzellen, deren feinere, histologische Struktur durch die Fig. 26 (Taf. III) erläutert wird. Die Zellen besitzen ein normal granulirtes Cytoplasma, große, dunkel gefärbte Kerne und lange, feine, über die freie Zellenoberfläche hervorragende Flimmerhaare, die je einem deutlichen Basalkörperchen aufsitzen und sich auch jenseits desselben noch ein Stück in das Cytoplasma hinein erstrecken. Die Basalkörperchen scheinen nach den übereinstimmenden Ergebnissen der neueren Untersuchungen (von HEIDENHAIN, PETER, FÜRST, GURWITSCH u. A.) für den Mechanismus der Flimmerzellen wichtige und wohl allen Flimmerzellenarten zukommende Organe darzustellen. Ähnliche Beobachtungen hat auch TÖNNIGES an *Opalina ranarum* gemacht, wo die Cilien ebenfalls Basalkörperchen aufgelagert sind, die Pellicula durchbohren und in das Protoplasma hineinragen.

Was die Befunde HEPKE's über die Regeneration des Enddarmes von *Naïs elinguis* anbetrifft, so weichen dieselben von den meinigen an *Naïs proboscidea* erheblich ab, wenn auch das definitive Ergebnis, die Neubildung des Enddarmes aus dem Ektoderm, mit meinen Resultaten übereinstimmt. Hingegen fand v. WAGNER bei der Regeneration von *Lumbriculus* keinen ektodermalen Enddarm und erblickte hierin ein Abweichen von den embryonalen Vorgängen. Ob thatsächlich ein solches Verhalten bei dieser *Naïs* und *Tubifex* immerhin nahe verwandten Form vorliegt oder ob die geringe Einstülpung bisher nur nicht beobachtet wurde, muss vorläufig dahingestellt bleiben, bis dieser Punkt durch die angekündigte Publikation v. WAGNER's entschieden wird.

Im Anschluss an die beschriebenen Regenerationsprocesse möchte ich an dieser Stelle einige kurze Bemerkungen über die Neubildung des Enddarmes der Lumbriciden anfügen, da ich mich im Besitze zweier 45 Stunden alter Schnittserien von *Allolobophora terrestris* befinde, die

bereits eine unzweifelhafte Neubildung des Afters erkennen lassen. Ohne mir ein maßgebendes Urtheil über die Regenerationsvorgänge des Enddarmes bei den Regenwürmern erlauben zu wollen, möchte ich dennoch behaupten, dass der After in den erwähnten Fällen in Folge direkter Verlöthung des Darm- und Körperepithels regenerirte, womit ich die Angaben MICHEL's bestätigen würde. Auch nach den von KORSCHELT an Lumbriciden gemachten Beobachtungen tritt der After unter Umständen schon in außerordentlich kurzer Zeit auf, so dass auch nach diesen Befunden seine Neubildung nach dem hier vertretenen Modus angenommen werden darf.

Ich bin natürlich weit davon entfernt, damit die Angaben RIEVEL's in Abrede stellen zu wollen, dass es nämlich bei den Lumbriciden zunächst zu einem Verschluss des Darmes und erst nach einigen Tagen zum Durchbruch desselben und hiermit erst zur Neubildung des Afters kommen kann. Vielmehr halte ich die Möglichkeit von den beiderlei Entstehungsweisen des Afters bei der Regeneration, besonders in Anbetracht der bei *Tubifex* und *Naïs* gemachten Beobachtungen, für recht wahrscheinlich. Hingegen wäre noch durch weitere Untersuchungen festzustellen, ob gemäß den Ergebnissen MICHEL's und RIEVEL's das Ektoderm an der Regeneration des Enddarmes wirklich keinen Antheil hat, womit natürlich ein Gegensatz zu den genannten Limicolen vorliegen würde, oder ob eine etwaige später erfolgende Ektodermeinsenkung durch die genannten Forscher bisher nur nicht zur Beobachtung gelangte, zumal RANDOLPH auch bei *Lumbricus* die Entstehung eines Proktodäums beschrieben hat.

D. Allgemeine Erörterungen über die Regeneration des Darmkanals und Rekapitulation der Hauptergebnisse.

Die vielen einander widersprechenden Befunde der Autoren bezüglich der Regenerationsfragen dürften wohl darauf zurückzuführen sein, dass sich einerseits die untersuchten Oligochäten- und Polychäten-Arten hinsichtlich des Verlaufes der Neubildungsprocesse different verhalten können, andererseits aber, wie mir scheint, ganz besonders auf die auch sonst schon verschiedentlich erkannte Thatsache, dass die regenerativen Vorgänge nicht mit der gleichen konstanten Regelmäßigkeit wie die ontogenetischen Processe zu verlaufen pflegen. Jedenfalls konnte ich im Vorstehenden den Nachweis führen, dass sich die Regeneration des Enddarmes von *Tubifex* und *Naïs* auf verschiedene Weise vollziehen kann. Ein gleiches Verhalten stellte, wie erwähnt, SCHULTZ für Polychäten fest, und Ähnliches dürfte

ziemlich wahrscheinlich auch bei den Lumbriciden (MICHEL, KORSCHELT, RIEVEL) und vielleicht auch bei *Lumbriculus* (RANDOLPH und v. WAGNER) der Fall sein. Mit SCHULTZ möchte ich betonen, dass der Ausgangspunkt für den Regenerationsprocess in Folge der verschiedenen Art der Verletzung ein recht differenter ist und dass schon dadurch der verschiedenartige Verlauf dieser Vorgänge recht erklärlich ist. Wenn bei der Embryonalentwicklung unter Umständen verschiedene Wege zur Erreichung eines bestimmten Zieles eingeschlagen werden, wo doch der Ausgangspunkt derselbe ist, so wird dieses um so mehr bei den Regenerationsvorgängen mit differentem Ausgangspunkt der Fall sein können. Diese Auffassung schließt sich an ROUX's Erklärung des verschiedenartigen Verlaufs der Regenerationsprocesse an, wie er sie in seinen »gesammelten Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen« giebt, wo er z. B. (Bd. II, p. 93 ff. und p. 841) sagt: »Wir müssen uns stets gewärtig halten, dass dieselbe Form auf verschiedene Weise und durch entsprechend verschiedene Ursachen hervorgebracht werden kann. . . . Es liegen eben bei der Regeneration Fälle vor, in denen die geformten Endprodukte konstanter sind, als die speciellen Arten ihrer Herstellung. Und zwar gilt dieser Satz nicht bloß für Thiere verschiedener Arten und Gattungen, sondern auch für ein und dasselbe Individuum.« Diese wie auch die folgenden Ausführungen (Bd. II p. 844) dürften durch meine und frühere Untersuchungen über die Regeneration bei den limicolen Oligochäten eine weitere Stütze erhalten: »Der Mechanismus der regenerativen Entwicklung muss in jedem Specialfalle je nach der mehr oder weniger differenzirten Ausgangsbeschaffenheit, sowie nach der verschiedenen relativen Größe und Lagerung des fehlenden Theiles (oder nach Ausdehnung, ev. Art der sonst stattgehabten ,Störung') ein äußerlich und mehr noch innerlich verschiedener sein. Die regulatorische [-regenerative] Entwicklung hat also atypische Ausgänge, von denen aus sie aber gleichwohl zu typischem Ende führt. In Folge dieser verschiedenen Ausgänge kann trotz des typischen Endproduktes der Verlauf kein ganz typischer sein; sondern in jedem besonderen Falle müssen seiner Besonderheit angepasste Regulationsmechanismen sich bethätigen.«

Fasse ich die durch meine Untersuchungen über die Regeneration des Ernährungsapparates von *Tubifex* und *Naïs* gewonnenen Ergebnisse nochmals kurz zusammen, so lauten dieselben:

1) Bei der Regeneration des Vorderendes entsteht die Bekleidung der wenig umfangreichen Mundhöhle aus dem

Ektoderm, der Pharynx hingegen, abweichend von den embryonalen Vorgängen, aus dem Entoderm. (Außer bei *Tubifex* und *Naïs* auch bei *Lumbriculus* nach v. WAGNER; bei den Lumbriciden nach HESCHELER und KROEBER; ferner bei der natürlichen Theilung von Chätogaster und *Dero* nach v. BOCK und GALLOWAY.)

2) Der Enddarm ist bei der Regeneration von *Tubifex* und *Naïs* in älteren Stadien ektodermaler Natur. (Auch bei der unter c angeführten Entstehung des neuen Afters halte ich eine spätere, geringe Einsenkung des Körperepithels für wahrscheinlich.) Hinsichtlich des Verlaufs der Regeneration braucht jedoch durchaus keine mit den ontogenetischen Processen übereinstimmende Bildungsweise des Enddarmes stattzufinden, vielmehr können folgende verschiedene regenerative Entwicklungsmodi an ein und derselben Species beobachtet werden:

a) Der Darm schließt sich zunächst, nähert sich dann dem Körperepithel, durchbricht dasselbe und verlöthet jederseits mit der Körperwand, worauf sich das Ektoderm nachträglich zur Bildung des ektodermalen Enddarmes einsenkt (*Tubifex* und *Naïs*).

b) Nach Verschluss des Darmes erfolgt die Regeneration, analog den embryonalen Vorgängen, durch Bildung eines Proktodäums. (Außer bei *Tubifex* auch bei *Lumbricus* und *Lumbriculus* nach RANDOLPH; bei der natürlichen Theilung von *Ctenodrilus* nach v. KENNEL und v. ZEPPELIN.)

c) Ohne dass es überhaupt zu einem Verschluss des Darmrohres kommt, bleibt in Folge direkter, kurze Zeit nach der Operation erfolgender Verlöthung des hinteren Darmendes mit dem Körperepithel während der ganzen Regenerationsperiode eine Öffnung bestehen, die ohne Weiteres zur Afteröffnung wird. (Außer bei *Tubifex* und *Naïs* auch bei Lumbriciden nach MICHEL; bei Polychäten nach MICHEL und SCHULTZ; bei der natürlichen Theilung von *Chätogaster* nach v. BOCK.)

2. Die Regeneration des Nervensystems.

A. Litterarisches.

Mit dem Studium der Regeneration des Nervensystems nach künstlicher Theilung von Anneliden haben sich bereits zahlreiche Forscher befasst: RANDOLPH (1892) an *Lumbricus* und *Lumbriculus*, RIEVEL (1896) und HEPKE (1897) an Naïden, MICHEL (1897/98) an zahlreichen Oligochäten und Polychäten, HESCHELER (1898) an Lumbriciden, HAASE (1898) an *Tubifex*, SCHULTZ (1899) an mehreren Polychäten und v. WAGNER (1900) an *Lumbriculus*.

Darin sind alle Autoren einig, dass die nervösen Elemente bei der Regeneration als ein Produkt des Ektoderms entstehen. Im Übrigen lässt jedoch ein Vergleich der durch die verschiedenen Untersuchungen gewonnenen Ergebnisse zum großen Theil weitgehende Differenzen erkennen.

Die einzelnen Theile des Nervensystems, das Gehirn, die Schlundkommissuren und das Bauchmark werden nach den übereinstimmenden Angaben HESCHELER's, HAASE's und v. WAGNER's in Zusammenhang mit einander regenerirt, nach denjenigen HEPKE's hingegen als ursprünglich getrennte, sich erst sekundär vereinigende Anlagen.

Während ferner HEPKE, MICHEL, HAASE, SCHULTZ und v. WAGNER niemals eine Neubildung nervöser Elemente in Folge Vermehrung der Ganglienzellen des alten Bauchmarkes beobachtet haben, nimmt nach den Befunden RIEVEL's und HESCHELER's das alte Nervengewebe an der Regeneration des neuen hervorragenden Antheil.

Was sodann die wichtige Frage anbetrifft, ob das Nervensystem bei der Regeneration seine Entstehung paarigen oder unpaarigen Anlagen verdankt, so beschreiben alle Autoren gemeinsam eine von paarigen Wucherungen des Körperepithels ausgehende Neubildung des oberen Schlundganglions und der Kommissuren. In gleicher Weise lässt auch nach den Angaben v. WAGNER's »die Bildungsweise des Bauchmarkes von *Lumbriculus* eben so wie die des Gehirns und des Schlundringes von vorn herein eine bilateralsymmetrische Anordnung erkennen«, womit offenbar eine paarige Anlage des gesammten Nervensystems gemeint ist. Andererseits jedoch schildern HEPKE, MICHEL und HAASE eine Regeneration der Bauchnervenkette aus einer medianen, unpaaren Ektodermwucherung und konstatiren somit einen von den embryonalen Entwicklungsvorgängen abweichenden Bildungsmodus. Durch die Untersuchungen HESCHELER's und SCHULTZ's werden die hier interessirenden Fragen nicht sicher entschieden.

Auch die vorliegenden Angaben bezüglich der Regeneration des Nervensystems bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung (Theilung und Knospung) der Anneliden mögen hier kurz erwähnt sein:

Während SEMPER (1877) festgestellt hat, dass bei der Knospung der *Naïden* der centrale Theil des Bauchmarkes durch eine ungegliederte Ektodermverdickung, die beiden seitlichen Partien hingegen aus den medialen Theilen der Mesodermanlagen entstehen sollen, ist BÜLOW (1883) bei seinen Studien »über die Keimschichten des wachsenden Schwanzendes von *Lumbriculus* var.« zu den folgenden wesentlich anderen Resultaten gelangt: »Der centrale Theil des Bauchnervensystems, dessgleichen die Spinalganglien entstehen aus einer paarigen Ektodermanlage; es kommen zu dem nervösen Theil des Bauchnervenstranges keine mesodermalen

Elemente hinzu, wie SEMPER dies für Naïden angiebt.« — In Übereinstimmung mit BÜLOW haben ebenfalls eine Neubildung des Bauchmarkes aus paarigen Ektodermanlagen VEJDOVSKÝ (1884) an *Criodrilus*, sowie v. BOCK (1897) an *Chaetogaster diaphanus* beobachtet. Von Interesse sind auch die weiteren Angaben des zuletzt genannten Autors, dass die Regeneration des Nervensystems unter Betheiligung des alten Bauchmarkes durch Vermehrung der Ganglienzellen desselben vor sich geht, ein Befund, den später auch GALLOWAY (1899) an *Dero vaga* bestätigen konnte.

Die Neubildung des oberen Schlundganglions und des Nervenschlundringes wird eben so wie bei der nach künstlichen Eingriffen stattfindenden Regeneration auch bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung der Anneliden von der Mehrzahl der Autoren (SEMPER, v. KENNEL, v. BOCK und GALLOWAY) auf einen paarigen Ursprung zurückgeführt, während allerdings VEJDOVSKÝ das Gehirn bei der Theilung von *Aëlosoma tenebrarum* »aus einer unpaaren, dorsalen Epiblastverdickung« hervorgehen lässt.

An dieser Stelle darf ich endlich nicht verfehlen, die folgenden, sich auf das Nervensystem beziehenden Ergebnisse der erst kürzlich erschienenen Arbeit von RABES, der die histologischen Verhältnisse bei Transplantationen von Lumbriciden behandelte, zu erwähnen: »Das Bauchmark endet kurze Zeit nach der Operation etwas zerfasert. Die alten Nervenfasern wachsen sodann aus, durchsetzen von beiden Seiten her das sie trennende Narbengewebe, vereinigen sich hierauf und stellen so die nervöse Verbindung der Theilstücke wieder her.... Die neuen Ganglienzellen entstehen durch mitotische Theilung der Ganglienzellen des alten Bauchmarkes; sie kommen also nicht, wie es bei der Regeneration der Fall ist, direkt aus der Hypodermis.«

B. Eigene Beobachtungen über die Regeneration des Nervensystems von Tubifex und Naïs.

Indem ich nunmehr zur Darstellung meiner eigenen Beobachtungen über die Neubildung des Nervensystems übergehe, möchte ich zunächst bemerken, dass die hier in Frage kommenden regenerativen Vorgänge bei beiden von mir untersuchten Limicolen im Großen und Ganzen in völlig gleicher Weise verlaufen, mit dem einzigen Unterschied, dass auch hier, eben so wie beim Wiederaufbau des Verdauungsapparates, die Regenerationsprocesse bei *Naïs* rascher als bei *Tubifex* vor sich gehen. Im Allgemeinen wird sich darum die folgende Darstellung stets auf beide Formen zugleich beziehen, falls nicht etwa vorhandene, geringfügige Differenzen besonders hervorgehoben werden.

Gehen wir zunächst etwas näher auf die bereits viel erörterte Frage ein, wie sich nach der Operation die alte Nervenkette zur Neubildung der nervösen Elemente verhält. Sind etwa die Zellen des alten Bauchmarkes an der Regeneration des neuen Nervensystems betheiligt, oder vollzieht sich diese ohne jede Mitwirkung des Mutter-

gewebes? Von den zahlreichen Forschern, die sich dem Studium dieser Frage gewidmet haben, nehmen die einen eine Neubildung des nervösen Organsystems durch Proliferation des alten Gewebes an, nämlich HESCHELER und RIEVEL bei der Regeneration der Lumbriciden, sowie SEMPER, v. BOCK und GALLOWAY bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von *Naïs proboscidea*, *Chaetogaster diaphanus* und *Dero vaga*. In gleicher Weise gelangte auch RABES bei Lumbriciden-Transplantationen zu dem Ergebnis, »dass das alte Bauchmark der Mutterboden des neugebildeten Verbindungsstückes ist, indem die neuen Ganglienzellen durch mitotische Theilung der Ganglienzellen des alten Bauchmarkes entstehen«. Andererseits konnte jedoch eine stattliche Reihe von Forschern, die ausschließlich die Regenerationsprocesse künstlich abgetragener Körperabschnitte untersuchten, HEPKE bei *Naïs elinguis*, MICHEL bei Lumbriciden und Polychäten, HAASE bei *Tubifex*, SCHULTZ bei *Harmothoë*, *Phyllodoce* und *Nephthys*, sowie v. WAGNER bei *Lumbriculus*, keine Proliferation der Ganglienzellen des durchschnittenen Bauchmarkes konstatiren, sondern höchstens (und zwar bei einigen Objekten nur gelegentlich, bei anderen häufiger oder regelmäßig) ein meist nur geringes Auswachsen der Nervenfibrillen nach dem Körperepithel, von dem aus lediglich die Neubildung des Nervensystems erfolgte, beobachten. Auch ich muss nach meinen Erfahrungen den Angaben der soeben genannten Autoren durchaus beipflichten; denn die regenerative Thätigkeit des alten Nervenstranges ist bei *Tubifex* und *Naïs* immer nur auf ein minimales Ausstrahlen der Fasersubstanz nach der ektodermalen Bildungsstätte der neuen nervösen Elemente beschränkt; niemals vermochte ich indessen im Bereich der alten Ganglienzellen karyokinetische Kerntheilungsfiguren wahrzunehmen. Während sich also meine Beobachtungen in dieser Hinsicht speciell mit denjenigen HEPKE's und HAASE's, nach denen ja ebenfalls bei *Naïs* und *Tubifex* die Ganglienzellen der durchschnittenen Nervenkette an der Regeneration keinen Antheil nehmen, völlig decken, lassen sich jedoch unsere Befunde nicht mit der von RIEVEL vertretenen Ansicht vereinbaren, »dass sich bei *Naïs proboscidea* das untere Schlundganglion durch Theilung der Zellen ergänzt, welche noch von dem Ganglion übrig geblieben sind«. Meines Erachtens nach dürften indessen diese Angaben RIEVEL's, zumal derselbe die Regeneration des Nervensystems nur ganz nebensächlich behandelte, indem er bei seinen Untersuchungen das Hauptgewicht auf die Neubildungsvorgänge des Darmkanals legte, wohl auf einem Beobachtungs-

fehler beruhen, indem hier höchst wahrscheinlich die alten Ganglienzellen mit solchen bereits vom Ektoderm neugebildeten Elementen, die thatsächlich stets viele Mitosen aufweisen, verwechselt wurden. Dass vielmehr bei der auf künstliche Weise verursachten Regeneration das Bildungsmaterial für die neuen nervösen Elemente ohne Betheiligung des alten Nervenstranges direkt aus dem Ektoderm hervorgeht, dürfte demnach von den verschiedensten Seiten für die verschiedensten Anneliden, *Naïs*, *Tubifex*, *Lumbriculus*, *Nephthys*, *Harmothoë* und zahlreiche andere Polychäten bewiesen sein, während allein in Betreff der Lumbriciden die Diskussion noch nicht geschlossen ist, indem einerseits MICHEL bei der Regeneration derselben ebenfalls die eben erläuterte Ansicht vertritt, HESCHELER hingegen eine Mitwirkung des alten Bauchmarkstumpfes an der Reproduktion des neuen beschrieben hat. Obwohl nun allerdings mit HESCHELER's Resultaten auch die sich auf Lumbriciden-Transplantationen beziehenden Befunde von RABES völlig in Einklang stehen, — und ich selbst hatte s. Z. Gelegenheit, indem Herr Dr. RABES so freundlich war, mir einige seiner diesbezüglichen Präparate zu demonstriren, mich von dem unzweifelhaften Auftreten zahlreicher Mitosen in dem alten Bauchmark der Lumbriciden zu überzeugen, — so weist doch RABES in seiner Abhandlung mit vollem Rechte darauf hin, dass man die Erscheinungen der Verwachsungsversuche denen der Regeneration nicht ohne Weiteres gleichstellen dürfe. Denn während bei der ersteren nur eine sehr minimale Regeneration verloren gegangener Körpertheile erforderlich ist, zu der ein Auswachsen der alten Nervenfasern völlig genügt, »handelt es sich bei den Regenerationsvorgängen um Ersatz von oft großen Theilen des Bauchmarkes, zu dem gewiss die regenerative Kraft des alten Organs nicht ausreicht, wesshalb dann auf die embryonalen Vorgänge zurückgegriffen wird.« Eben so scheint auch nach den vorliegenden Angaben bei der ungeschlechtlichen Vermehrung der Anneliden (*Naïs*, *Chaetogaster*, *Dero*) die Neubildung des Nervensystems im Gegensatz zu den Regenerationsvorgängen nach künstlicher Theilung unter Betheiligung der alten Ganglienzellen vor sich zu gehen.

Durch die vorstehenden Erörterungen sind wir zur Feststellung der Thatsache gelangt, dass der nervöse Apparat bei der Regeneration von *Tubifex* und *Naïs* nicht aus dem Muttergewebe, also dem alten Bauchmark entsteht; wie ich im Folgenden näher zu schildern haben werde, verdankt vielmehr das gesammte neue nervöse Organsystem seinen Ursprung

nur dem Ektoderm der Regenerationsknospe, welches seinerseits wiederum aus dem alten Ektoderm hervorgegangen ist. Es findet somit gewissermaßen eine Rekapitulation der embryonalen Processe statt, indem das Körperepithel durch Wucherungsvorgänge zahlreiche neue Zellen hervorzubringen im Stande ist, aus denen dann das neue Organsystem aufgebaut wird. Es muss jedoch betont werden, dass die den Anstoß zur Neubildung der nervösen Elemente gebenden Ektodermwucherungen schon sehr frühzeitig mit dem alten Bauchmarke in Zusammenhang treten, worüber uns Fig. 16, welche ein regenerirendes Hinterende von *Naïs* im Alter von 48 Stunden darstellt, näheren Aufschluss giebt. Wir erkennen hier an derjenigen Stelle, an welcher sich die nervöse Fasersubstanz dem Körperepithel genähert hat, eine deutliche Wucherung des letzteren (*wu*), verbunden mit einer Abgabe von Zellen, welche durch ihre stärkere Färbbarkeit und die bedeutende Größe ihrer Kerne ausgezeichnet sind, sich dem alten Bauchmarke dicht anlegen und sich mit diesem zu verbinden im Begriff sind. Eine derartige Lieferung von Ektodermzellen an den Bauchstrang konnte ich in Übereinstimmung mit HEPKE und HAASE sowohl am Vorder- als auch am Hinterende von *Naïs* und *Tubifex* beobachten.

Wende ich mich jetzt der näheren Beschreibung der **Regeneration der einzelnen Theile des Nervensystems** zu, so kann ich mich in Betreff der Bildung des Gehirns und der Schlundkommissuren relativ kurz fassen, da meine diesbezüglichen Befunde erfreulicher Weise eine völlige Bestätigung der vorliegenden Angaben, besonders aber derjenigen HAASE's und v. WAGNERS's, bilden. Indem ich desshalb auf die ausführlichen Darstellungen und die gegebenen Abbildungen dieser Autoren verweise, werde ich meine Beobachtungen an dieser Stelle nur nochmals in aller Kürze zusammenfassen.

Die Neubildung des oberen Schlundganglions und der Kommissuren nimmt ihren Ausgangspunkt von paarigen, zuerst jederseits ventral oder ventro-lateral gelegenen Wucherungen des Ektoderms, welche sich bald auch auf die lateralen und zuletzt auch auf die dorsalen Epidermispartien ausbreiten; im Gegensatz zu den typischen Wucherungen der ventro-lateralen Regionen erfolgt jedoch von der Dorsalseite aus immer nur eine mehr vereinzelte Zellenlieferung. Durch die Vereinigung der beiderseits entstehenden Zellenmassen, die noch nach ihrem Austritt aus dem Epithel eine außerordentlich rege Vermehrung eingehen, entsteht das neue Centralorgan, indem dieses eben so wie die Kommissuren zunächst noch einen rein zelligen Charakter trägt und erst späterhin

durch Umwandlung eines Theils der zelligen Elemente in nervöse Punktsubstanz und damit Hand in Hand gehende weitere histologischen Differenzirungen seine definitive, normale Gestaltung wieder erlangt. Besonders bemerkenswerth erscheint mir die Thatsache, dass das obere Schlundganglion von allen Organen des Wurmkörpers bei Weitem am schnellsten neugebildet wird. »Die Herstellung eines nervösen Mittelpunktes,« sagt treffend v. WAGNER, »scheint demnach die erste und dringendste Aufgabe der Reparation zu sein und lässt so die fundamentale Wichtigkeit des Gehirns als leitenden Faktors im Organismus besonders deutlich erkennen.«

Mit der Regeneration des Gehirns und des Nervenschlundringes steht **die Neubildung der Bauchganglienkette** in innigem Zusammenhang. Indem ich mich mit der Darstellung HEPKE's, der von ursprünglich getrennten Cerebral- und Neuralanlagen spricht, nicht einverstanden erklären kann, muss ich vielmehr mit v. BOCK, HESCHELER, HAASE und v. WAGNER betonen, dass die einzelnen Theile des Nervenapparates bei der Regeneration nicht getrennt angelegt werden, sondern einer von Anfang an zusammenhängenden Ektodermwucherung ihre Entstehung verdanken (Fig. 1). In dieser Hinsicht scheint somit der regenerative Bildungsmodus abweichend von der Embryonalentwicklung der Anneliden zu verlaufen. Während nämlich nur HATSCHEK und WILSON für eine einheitliche ontogenetische Entstehung des gesammten Nervensystems eintreten, setzt sich dasselbe nach den Angaben zahlreicher, namhafter Forscher (KLEINENBERG, GOETTE, SALENSKY, FRAIPONT, ROULE, BERGH und EISIG) aus zwei getrennten Anlagen zusammen, die erst sekundär zu einem einheitlichen Organsystem verschmelzen.

Zum Studium der Regeneration des Bauchmarkes eignen sich besonders Querschnitte von regenerirenden Hinterenden. Denn während die Zahl der regenerirenden Segmente am Vorderende nur eine beschränkte ist und in Folge dessen die hier vor sich gehenden Entwicklungsprocesse mehr oder weniger gleichzeitig verlaufen müssen, erreicht die Regeneration am Hinterende in Folge fortwährender Neubildung von Segmenten nicht so bald ihren Abschluss; indem sich dann am hinteren Ende der Regenerationsknospe stets die jüngsten und undifferenzirtesten, weiter nach vorn die älteren und weiter ausgebildeten Segmente befinden, ist man im Stande, die einzelnen Entwicklungsstadien des Bauchmarkes an ein und derselben Schnittserie in der Richtung von hinten nach vorn zu verfolgen.

An der Hand der Figuren 18 bis 25 werde ich zunächst die

Neuentstehung des Bauchmarkes bei *Tubifex* erläutern. In Fig. 18 (5 Tage nach der Operation) erkennen wir an den lateralen Partien der ventralen Epidermis zwei von einander völlig unabhängige und getrennte Wucherungen (*wu*), die sich durch ihre dunklere Färbung und den Besitz großer, hellerer Kerne mit sehr intensiv gefärbtem Nucleolus deutlich von der Umgebung abheben. Die Zellenproduktion ist eine so intensive, dass die neugebildeten Elemente nicht im Verband der ektodermalen Matrix verbleiben, sondern die Basalmembran des Epithels durchbrechen, in die Leibeshöhle einwandern und sich auch hier noch durch weitere Theilung vermehren. Die nothwendige Folge davon ist, dass es mit der fortschreitenden Vermehrung der immigrirenden Elemente bald zu einer Vereinigung der zunächst noch gesondert erscheinenden Zellenkomplexe kommen muss, und in der That sehen wir dieselbe auch schon auf den nächsten Bildern, welche uns die gleiche Schnittserie darbietet, erfolgt. Während in Fig. 19 zunächst nur eine schmale Verbindungsbrücke vorhanden ist, stellt Fig. 20 ein Stadium dar, in welchem die Zellenwucherungen bereits vollständig mit einander verschmolzen sind. Dennoch ist auch hier ihr paariger Ursprung noch mit größter Deutlichkeit kenntlich, da nur die beiden ventrolateralen Partien der Epidermis in fortgesetzter Wucherung begriffen sind, der mediale Theil der ventralen Körperdecke hingegen noch eine ganz regelmäßige Zellenanordnung erkennen lässt und von dem neugebildeten Zellenmaterial durch eine scharfe Basalmembran getrennt ist. Der Wucherungsprocess geht jedoch bald auch auf die mehr medial gelegenen Regionen der ventralen Epidermis über, und indem die von allen Seiten aus dem Ektoderm entstandenen Zellenmassen, wie aus den zahlreichen in Fig. 21 auftretenden Mitosen ersichtlich ist, sich noch immer in steter, reger Vermehrung befinden, füllen sie den ganzen Raum der Leibeshöhle fast vollkommen aus.

Obwohl ich in diesem Abschnitte nur die Regeneration des Nervensystems zu behandeln beabsichtige, bin ich doch genöthigt, auch auf die Neubildung der übrigen Organe, da dieselbe mit der des nervösen Apparats in direktem Zusammenhang steht, schon jetzt kurz hinzuweisen. Denn das umfangreiche Zellenmaterial, dessen Entstehung aus dem Ektoderm wir bisher verfolgt haben, erzeugt nicht allein das neue Nervensystem, sondern auch die Längsmuskulatur, die Borstensäcke, die Dissepimente und wahrscheinlich auch die Gefäße und die Nephridien, so dass alle diese Organsysteme aus einem gemeinschaftlichen Muttergewebe hervorgehen. Zunächst ist

dasselbe noch völlig indifferent, indem seine Elemente gewissermaßen einen embryonalen Charakter tragen. So sind in dem durch die Fig. 21 illustrirten Stadium noch keine gesonderten Organanlagen ausgebildet, und eben so wenig ist es möglich, schon jetzt zu bestimmen, nach welcher Richtung sich die einzelnen Zellen histologisch differenziren werden. »Bei der Massenhaftigkeit der producirten Zellen,« lautet die diesbezügliche Bemerkung v. WAGNER's, »sind die Verhältnisse viel zu verwickelt, um die Neubildung der Reparationszellen in die verschiedenen definitiven, histologisch determinirten Gewebselemente verfolgen zu können, zumal man vielfach auf Kombinationen angewiesen ist, und was aus einer Zelle wird, meist erst zu erkennen vermag, wenn sie schon nahezu fertig ist.«

Ich fahre jetzt zunächst mit der Darstellung der Regeneration des Nervensystems bei *Tubifex* fort und werde später nochmals auf meine Beobachtungen in Betreff der Regeneration der übrigen genannten Organsysteme zurückzukommen haben.

Die weitere allmähliche Wiederherstellung des Bauchmarkes veranschaulichen die jetzt zu besprechenden Figg. 22 bis 24, die wiederum einer Schnittserie entnommen sind. Während das Stadium der Fig. 21 noch keine Differenzirung des Regenerationsgewebes aufwies, lässt die Fig. 22 bereits eine gesonderte Bauchmarkanlage (*bm*) erkennen; dieselbe ist jedoch noch nicht vollständig gegen die Umgebung abgegrenzt, sondern scheint noch von beiden Seiten eine Nachlieferung von Zellen, die aus den seitlichen Epidermiswucherungen hervorgegangen sind, zu erhalten[1]; auch die Bildung der nervösen Fibrillensubstanz hat bereits begonnen. Während des weiteren Verlaufes der Regenerationsprocesse wird sodann der Zusammenhang der nervösen Elemente mit den umgebenden Zellen mehr und mehr gelöst, die Masse der Fasersubstanz nimmt zugleich an Ausdehnung zu und am dorsalen Rande derselben findet auch die Neubildung der LEYDIG'schen Riesenfasern statt (Fig. 23). Im Wesentlichen ist hiermit die Regeneration des Bauchstranges beendet, während sich in der Folgezeit seine Elemente nur noch mehr koncentriren und fester

[1] Zur Erklärung dieser und anderer Figuren, auch derjenigen, welche sich auf die Regeneration des Darmkanals beziehen, muss ich die Bemerkung machen, dass meine Figuren mit großer Sorgfalt und möglichster Naturtreue hergestellt wurden und zur Ausführung als lithographische Tafeln bestimmt waren. Durch das mechanische Herstellungsverfahren haben sie leider sehr verloren, doch hoffe ich immerhin, dass sie trotzdem zur Erläuterung meiner Beobachtungen noch geeignet gefunden werden.

an einander schließen, so dass dann das normale Verhalten der Nervenkette, wie es Fig. 24 zum Ausdruck bringt, wieder erreicht wird.

Die durch das Studium von Querschnitten gewonnenen Ergebnisse in Bezug auf die Regeneration des Bauchmarkes werden durch sagittale Längsschnitte ergänzt (Fig. 9, 10 und 25). Sehr lehrreich ist Fig. 25, welche einen Sagittalschnitt durch ein Hinterende am 12. Tage nach der Operation darstellt. In der jungen Bauchmarkanlage ist es hier noch nicht zu einer Ausbildung der Fasersubstanz gekommen, was offenbar mit dem Umstand in Zusammenhang steht, dass die Operation im Winter ausgeführt wurde, zu welcher Zeit die gesammten Regenerationsvorgänge außerordentlich langsam verlaufen. Während die neugebildeten Elemente an der Spitze der Regenerationsknospe noch mit dem proliferirenden Körperepithel zusammenhängen, lösen sie sich weiter nach vorn allmählich von demselben ab, zerfallen hier in auf einander folgende Ganglienpaare und geben somit den ersten Anlass zur Segmentirung des neugebildeten Körperabschnittes. Eben so wie am Hinterende geht auch am regenerirenden Vorderende der Abschnürungs- und Segmentirungsprocess in der Richtung von vorn nach hinten vor sich.

Über die Regeneration der Bauchganglienkette von *Tubifex* hat Haase folgende Angaben gemacht: »Wenn das Bauchmark ontogenetisch einen paarigen Ursprung besitzt, wie dies verschiedentlich nachgewiesen wurde, so stimmt dies mit den Befunden bei der Regeneration nicht überein, da hier nur eine unpaare Wucherung des Körperepithels vorhanden ist, die das Material zum Aufbau der Bauchkette liefert.« Im Vorstehenden glaube ich jedoch den Beweis erbracht zu haben, dass der Bauchstrang auch bei der Regeneration aus paarigen, ektodermalen Anlagen hervorgeht und somit in gleicher Weise entsteht, wie es eine große Zahl von Forschern (Kowalevsky, Kleinenberg, Vejdovský, Wilson, Bergh, Bourne und Eisig) übereinstimmend auch für die Ontogenie der Anneliden festgestellt haben.

Eine irrthümliche Auffassung Haase's, deren Berechtigung bereits von Schultz in Frage gestellt wurde, möchte ich bei dieser Gelegenheit richtig stellen. Die Regeneration des Bauchmarks geht nämlich längs der ganzen Ventralfläche des Ektoderms vor sich und nicht, wie es Haase angegeben hat, von einem Punkte aus, der in ziemlicher Entfernung vom After endet (vgl. Haase's Textfig. 10 und 11, p. 249). Auch ich habe zwar mitunter ähnliche Bilder erhalten (Textfig. 2); doch zeigt es sich bei der Durchsicht derartiger Schnitt-

serien, dass die Stelle, an der hier das Bauchmark mit dem Epithel in Zusammenhang steht, nicht als derjenige Wucherungsbezirk anzusprechen ist, von dem aus die Regeneration des ganzen Bauchmarkes erfolgt, sondern dass sich vielmehr die eigentliche Ausbildungsstätte der nervösen Elemente hinter diesem Punkte vorfindet und bei ihrer lateralen Lagerung nur in Folge der Schnittrichtung nicht getroffen ist.

Dass auch bei *Naïs proboscidea* die Regeneration der Bauchnervenkette in völlig analoger Weise wie bei *Tubifex* vor sich geht, beweisen die Figg. 27 bis 32, die mit Ausnahme der ersteren (3 Tage alt) wieder nur einer einzigen Schnittserie eines 4 Tage alten Hinterregenerates entlehnt sind. In den jüngsten Stadien sehen wir auch hier wiederum eine von den beiden Seiten des ventralen Körperepithels ausgehende Immigration ektodermaler Elemente in das Cölom, welche sich dort in Folge rascher Vermehrung zu zwei umfangreichen, ventrolateral gelegenen Zellenkomplexen anhäufen (Fig. 27 und 28) und somit jenes indifferente Bildungsmaterial (*rgx*) darstellen. In den nächsten Stadien ist auch die ganze Ventralfläche in Wucherung begriffen und, wie Fig. 29 zeigt, in sehr regem Maße an der Zellenproduktion betheiligt; auch giebt sich hier in Folge der bei *Naïs* sehr früh stattfindenden Differenzirung zelliger Elemente in nervöse Fibrillensubstanz (*fs*) die Bauchmarkanlage bereits als solche zu erkennen, ist aber noch nirgends durch einen Kontour von den zahlreichen sie umgebenden, sich vielfach mitotisch theilenden Zellen getrennt, sondern steht mit denselben ringsum in kontinuirlichem Zusammenhang. Bald jedoch stellt das Bauchmark (*bm*) schon eine kompaktere Masse dar, indem es zuerst von den umgebenden Theilen nur schwach abgehoben erscheint (Fig. 30), sich dann aber von denselben mehr und mehr sondert, während zugleich auch die Entwicklung der Fasersubstanz weiter fortschreitet (Fig. 31). Noch immer liegt das neugebildete Bauchmark jedoch der Epidermis dicht an, bis es sich auch von dieser völlig abschnürt, die LEYDIG'schen Riesenfasern regenerirt und mit der weiteren Differenzirung des Regenerates sein charakteristisches Aussehen allmählich wiedererlangt (Fig. 32).

In gleicher Weise wie am Hinterende geht auch die Regeneration des Bauchmarkes am Vorderende vor sich (Fig. 1 bis 5), indem auch hier die neugebildeten Elemente zunächst den Zusammenhang mit dem Ektoderm bewahren, sich dann allmählich von demselben isoliren und die nervöse Fibrillensubstanz im Anschluss an die Entstehung derselben in dem oberen Schlundganglion und den Schlundkommissuren ausbilden.

Meine soeben an *Naïs proboscidea* dargelegten Resultate betreffs der Regeneration der Bauchganglienkette stimmen mit denjenigen HEPKE's an *Naïs elinguis* nur in so fern überein, als das Ektoderm die Matrix der neugebildeten Nervenelemente darstellt; im Übrigen entfernen sich unsere Darstellungen jedoch wesentlich von einander. Während HEPKE das neugebildete Bauchmark nur von einer unpaaren, medianen Wucherung der ventralen Epidermis, »der Neuralanlage«, herleitet, beschreibt er andererseits auch die Bildung »seitlicher Mesodermplatten«, welche unzweifelhaft, wie aus einem Vergleich der betreffenden Abbildungen mit den meinigen hervorgeht, mit den paarigen, in meinen Fig. 27 und 28 gezeichneten Ektodermwucherungen identisch sind. Diese »Mesodermplatten« werden zwar auch von HEPKE »als Abkömmlinge des Ektoderms« aufgefasst und bilden, was auch mit meinen Beobachtungen sehr wohl in Einklang steht, die Längsmuskulatur, die Borstenbeutel, Segmentalorgane, Dissepimente, Leberzellen und Blutgefäße, sind jedoch nach den Angaben HEPKE's — und darin besteht eben die wesentlichste Differenz zwischen unseren beiderseitigen Befunden — »von den Neuralanlagen durch scharfe Kontouren geschieden«, d. h. an der Regeneration des Nervensystems überhaupt nicht betheiligt. Dem gegenüber führten meine Untersuchungen zu dem die alten Beobachtungen SEMPER's bestätigenden Ergebnis, dass die seitlichen ektodermalen Wucherungen (= SEMPER's und HEPKE's Mesodermplatten) in jüngeren Regenerationsstadien (Fig. 29) durchaus nicht von der jungen Bauchmarkanlage getrennt werden können; sie wirken vielmehr in beträchtlichem Maße auch an der Ausgestaltung dieses Organs mit, indem sie besonders dessen seitliche Partien bilden, während allerdings der mittlere Theil der Nervenkette aus den medianen Ektodermwucherungen hervorgeht.

Vergleiche ich nunmehr auch die für *Tubifex* und *Naïs* erhaltenen Ergebnisse bezüglich der Regeneration des Bauchstranges mit den Angaben, welche über die Neubildung desselben bei anderen Anneliden vorliegen, so kommen hier zunächst die Untersuchungen MICHEL's, SCHULTZ's und v. WAGNER's in Betracht. Auch nach den Befunden dieser Autoren entwickelt sich das Nervensystem aus dem Ektoderm, und zwar in ähnlicher Weise, wie es auch bei *Tubifex* und *Naïs* der Fall ist, in naher Beziehung zur Regeneration der übrigen Organsysteme. So leitet MICHEL die nervösen Elemente aus einem längs der medio-ventralen Region aus dem Epithel hervorwuchernden, in die Tiefe rückenden Keimstreifen (bande germinale) ab, aus welchem sich gleichzeitig auch die übrigen, neugebildeten

Organe differenziren. Und eben so kommt auch SCHULTZ zu dem Resultat: »Eine feste Grenze zwischen der Anlage des Bauchmarkes und der Cölomanlage lässt sich nicht feststellen«, wobei SCHULTZ unter »Cölom« das die sekundäre Leibeshöhle auskleidende Gewebe versteht, das sich später zur Längsmuskulatur, den Nephridien- und Chloragogenzellen umwandelt.

Während jedoch die Darstellungen MICHEL's und SCHULTZ's auch manche Differenzen gegenüber der meinigen erkennen lassen, die möglicherweise auf die Verschiedenheit der Studienobjekte zurückzuführen sind, kann ich mich den folgenden Befunden v. WAGNER's an *Lumbriculus* in allen Punkten völlig anschließen: »Die Reparationsprocesse beruhen in erster Linie auf der Bildungsfähigkeit der Epidermis, unter bestimmten Umständen in lebhafte Wucherung eintreten und dadurch die eben benöthigte Menge indifferenten Bildungsmaterials hervorbringen zu können .... Der Bildungsvorgang neuer Zellen, die wir ferner als Reparationszellen bezeichnen wollen, nimmt zunächst seinen Ausgangspunkt von dem ventralen Theil der Epidermis und zwar von dessen seitlichen Partien, während der Antheil der medianen Theile beträchtlich geringer ist.« Indem also auch v. WAGNER den Wucherungsprocess von den seitlichen Partien des ventralen Körperepithels ausgehen lässt und daneben betont, »dass die Bildungsweise des Bauchmarkes eben so wie die des Gehirns und Schlundrings von Anfang an eine bilateralsymmetrische Anordnung erkennen lässt«, so ist hierin eine sehr weitgehende Übereinstimmung mit meinen Beobachtungen zu konstatiren.

Was endlich die Untersuchungen von BÜLOW, VEJDOVSKÝ und v. BOCK anbetrifft, so konnten auch diese Autoren eine Neubildung des Bauchmarkes bei *Lumbriculus*, *Criodrilus* und *Chaetogaster* aus paarigen Ektodermanlagen nachweisen, so dass also nach dieser Richtung die Entwicklungsvorgänge bei der Regeneration und ungeschlechtlichen Fortpflanzung in gleicher Weise verlaufen.

C. Zusammenfassung der Ergebnisse bezüglich der Regeneration des Nervensystems.

1) Eine Betheiligung des durchschnittenen, alten Bauchmarkes an der Hervorbringung des neuen Nervensystems durch Vermehrung der alten Ganglienzellen findet nicht statt, während ein häufig erfolgendes geringes Ausstrahlen der Nervenfibrillen nach dem Körperepithel für die Regeneration selbst nur von untergeordneter Bedeutung ist.

2) Die nervösen Elemente entstehen bei der Regeneration ausschließlich aus dem Ektoderm, indem dieses durch Wucherungsprocesse ein indifferentes, gewissermaßen embryonales Bildungsmaterial erzeugt, welches sich später zu verschiedenen Organanlagen differenzirt. Somit steht die Regeneration des Nervensystems in naher Beziehung zu der Neubildung der übrigen Organsysteme.

3) Die einzelnen Theile des Nervensystems (Gehirn, Schlundring und Kommissuren) werden bei der Regeneration nicht von einander getrennt angelegt, sondern gehen aus einheitlichen, paarig auftretenden Ektodermanlagen hervor.

4) Die regenerativen Bildungsvorgänge stimmen mit der Embryonalentwicklung in so fern überein, als auch hier nach den Angaben der meisten Autoren die Anlage des nervösen Organsystems eine paarige ist.

3. Beobachtungen über die Regeneration verschiedener Organsysteme und Schlussbetrachtungen.

In dem vorstehenden, die Neubildung des Nervensystems behandelnden Kapitel, musste ich bereits zu wiederholten Malen darauf hinweisen, dass die einzelnen Organsysteme (mit Ausnahme des Verdauungsapparates) bei den regenerativen Entwicklungsvorgängen nicht aus dem Muttergewebe, sondern aus indifferenten, durch Proliferation des Ektoderms entstandenen Zellenmassen hervorgehen, indem sich diese außer zu nervösen Elementen zu den verschiedenen Organanlagen, der Muskulatur des Hautmuskelschlauches und des Darmkanals, den Dissepimenten, den Borstenbeuteln und wahrscheinlich auch zu den Nephridien und Gefäßen differenziren. Ich muss jedoch hervorheben, dass ich in Betreff der Neubildung der eben genannten Organsysteme, besonders in Bezug auf die feineren histologischen Differenzirungsvorgänge, keine erschöpfende Darstellung zu liefern vermag, mich vielmehr im Folgenden darauf beschränken werde, eine kurze Zusammenfassung einer Anzahl Beobachtungen zu geben.

In Bezug auf die **Regeneration der Muskulatur der Körperwand** decken sich meine Befunde im Großen und Ganzen mit denjenigen Hepke's. Derselbe nimmt einen verschiedenen Bildungsmodus für die longitudinalen und cirkulären Muskelfasern an, indem er die ersteren aus den »Mesodermplatten« (welche bekanntlich Derivate des Ektoderms darstellen) hervorgehen lässt, während »die Ring-

muskelfasern gleichfalls aus dem Ektoderm entstehen, nachdem die Abschnürung der Neuralanlage stattgefunden hat, und zwar auf die Weise, dass einzelne Zellen aus dem Ektoderm in das Innere der Leibeshöhle treten, sich an die Innenfläche derselben anlegen und quer zur Längsachse des Thieres in lange Muskelzellen auswachsen«. Auch ich sah die Ringmuskulatur stets dem Epithel der Körperwand dicht anliegen und schließe daraus, dass sie direkt vom Ektoderm producirt wird. Anders verhält es sich hingegen mit der Längsmuskulatur; denn diese verdankt zum größten Theil ihren Ursprung jenem indifferenten, ektodermalen Bildungsmaterial, und zwar ist dieses unzweifelhaft in den ventralen und lateralen Regionen der Fall, während die dorsal gelegenen Theile der longitudinalen Muskulatur aus Zellen gebildet zu werden scheinen, welche sich hier vom Ektoderm loslösen und in die Leibeshöhle einwandern. Die verschiedenen Entwicklungsstadien der Regeneration der Muskelfasern der Körperwand lassen sich in den Figurenserien 18 bis 24 und 27 bis 32 deutlich verfolgen[1]. So zeigen uns die Figuren 23 und 24, wie sich die vorher dicht an einander gedrängten, das Cölom zum größten Theil dicht ausfüllenden Zellenmassen längs der Leibeswand ringsum regelmäßig anordnen, eine ovale oder birnförmige Gestalt annehmen, sich in die Länge strecken und so allmählich mit fortschreitender Umwandlung des Cytoplasmas in kontraktile Fasersubstanz einen myogenen Charakter annehmen. Dass auch aus den dorsal gelegenen Theilen der Körperwand Zellen in die Leibeshöhle immigriren, um sich an der Neubildung des Hautmuskelschlauches zu betheiligen, ist besonders deutlich aus den Figuren 28 bis 30 ersichtlich.

Die **Muskulatur der Darmwand** regenerirt aus dem gleichen Material wie die longitudinale Muskulatur der Leibeswand, indem sich einzelne Zellengruppen auch der Außenwand des Darmes anlagern und sich hier zu myogenen Elementen umwandeln (Fig. 28 bis 32). In Bezug auf die Differenzirung der Darmmuscularis in Ring- und Längsmuskelschicht konnte ich leider keine bestimmten Beobachtungen machen; es dürfte jedoch im höchsten Grade wahrscheinlich sein, dass sich auch die cirkulären Muskelfasern aus den gleichen ektodermalen Elementen wie die longitudinalen entwickeln und nicht aus dem Entoderm entstehen, wie es Michel angegeben hat.

Mit den weiteren Befunden Michel's, dass alle übrigen Muskelschichten des Körpers vom Ektoderm abstammen, so wie auch mit

[1] Freilich gilt hierfür wie für Anderes die hinsichtlich der Wiedergabe der Figuren die auf p. 55 gemachte Bemerkung.

den diesbezüglichen Angaben v. WAGNER's und SCHULTZ's, welche ebenfalls eine in naher Beziehung zur Regeneration des Bauchmarkes stehende Regeneration der Längsmuskulatur aus dem Ektoderm annehmen, stehen meine Resultate in vollem Einklang.

Bezüglich der **Regeneration der Dissepimente** kann ich die Ergebnisse v. WAGNER's bestätigen, dass dieselben ebenfalls aus den ektodermalen Regenerationszellen hervorgehen. An dem in Fig. 25 veranschaulichten Sagittalschnitt, an dem bereits eine Segmentirung der vom Ektoderm neugebildeten Elemente erfolgt ist, erkennen wir, wie von diesen segmentweise einzelne Zellen in regelmäßigen Zügen dem Darm zustreben. Dieselben differenziren sich während des weiteren Verlaufes der Regenerationsprocesse zu den Dissepimenten, deren Ausbildung im Einzelnen ich jedoch nicht näher verfolgt habe.

Was die **regenerative Entwicklung der Borstensäcke und Borsten** anbetrifft, so entstehen auch diese aus den gemeinsamen Zellenmassen wie die soeben besprochenen Organsysteme. In Fig. 31 sehen wir zu beiden Seiten der Bauchmarkanlage zwei Zellenkomplexe (*bs*), in deren Innern jederseits bereits die Ausbildung einer jungen Borste vor sich gegangen ist. Es sind dieses die Anlagen der beiden ventralen Borstensäcke, welche bei der Regeneration also nicht durch direkte Invagination oder Einwucherung des Körperepithels, sondern mitten im Regenerationsgewebe im Innern der Leibeshöhle gebildet werden. Erst später vergrößern sich die Borsten, durchbrechen das Ektoderm und ragen dann frei nach außen hervor (Fig. 32). Auch die Muskulatur der Borstenfollikel scheint aus dem gleichen Bildungsmaterial wie diese selbst hervorzugehen. In Übereinstimmung mit meinen Befunden haben EMERY, MALAQUIN, v. BOCK und MICHEL eine Regeneration der Borstensäcke aus dem Ektoderm beschrieben, dessgleichen in letzter Linie auch SEMPER und HEPKE, indem dieselben zwar eine mesodermale Entstehung angeben, das Mesoderm jedoch wieder aus dem Ektoderm herleiten. Auch ontogenetisch entwickeln sich die Borstenapparate nach den übereinstimmenden Angaben KOWALEVSKY's, VEJDOVSKÝ's, KLEINENBERG's, ROULE's und BERGH's aus dem Ektoderm, während sie hingegen von HATSCHEK, GOETTE und SALENSKY als mesodermale Bildungen aufgefasst wurden.

In Bezug auf **die Neubildung des Gefäßsystems** machte ich eine interessante Beobachtung. Ich sah nämlich auf Querschnittsbildern von *Naïs*, dass in den Zellenmassen zwischen dem Darm und der Bauchmarkanlage schon in frühen Stadien eine Lücke entstand (*bg* in Figg. 29—32), die auf allen Schnitten der Serie wiederkehrte und

nach vorn zu direkt in den Sinus des ventralen Gefäßstammes überging; ich glaube daher annehmen zu dürfen, dass die Regenerationszellen an der Bildung der Wandung des Gefäßrohres betheiligt sind. Ob daneben noch eine Mitwirkung der alten Gefäße an der Regeneration der neuen stattfindet, vermag ich nicht zu entscheiden, zumal ich bei *Tubifex* oft schon in frühen Regenerationsstadien die Anwesenheit von Gefäßen (*bls* in Figg. 18, 19 und 21) wahrnehmen konnte, deren Herkunft mir jedoch dunkel blieb.

Eben so wenig gelang es mir, einen genauen Einblick in die Entwicklungsvorgänge der Nephridien zu erhalten, die vermuthlich, wie auch HEPKE annimmt, aus den gleichen ektodermalen Anlagen wie die übrigen Organe hervorgehen dürften. Leider war es mir bei der mir gestellten Aufgabe nicht möglich, meine Untersuchungen so weit auszudehnen, um über die Neubildungsprocesse der in diesem Abschnitt erörterten Organsysteme umfassende Resultate zu liefern; hierzu scheinen mir erneute, eingehende Untersuchungen, die speciell nach dieser Richtung aufgenommen werden müssten, erforderlich zu sein.

Wir haben im Vorstehenden festgestellt, dass bei der Regeneration der Anneliden der größte Theil der Organe aus jener umfangreichen Zellenmasse hervorgeht, die das Innere erfüllt und ihren Ursprung einer Wucherung des Ektoderms verdankt. Zur Bildung eines gesonderten Mesoderms kommt es jedenfalls nicht. Wie SCHULTZ in treffender Weise in Bezug auf die Regenerationsvorgänge sagt, »büßt das Mesoderm seine Bedeutung als typisches Keimblatt ein, während es vor Allem das Ektoderm ist, welches hier als Keimblatt par excellence auftritt«. In gleicher Weise konstatirt auch v. WAGNER: »eine besondere Mesodermanlage wird nicht gebildet« und auch MICHEL schließt sich, indem er fast alle Gewebe und Organe der Regenerationsknospe vom Ektoderm herleitet, denjenigen Autoren an, welche eine Auflösung des Mesodermbegriffes verlangen.

Vergleichen wir die bei der Regeneration der Anneliden stattfindenden Entwicklungsprocesse mit denen der Embryonalentwicklung, so müssen wir uns unwillkürlich der Neuromuskeltheorie KLEINENBERG's erinnern, nach welcher bekanntlich ontogenetisch eben so wie bei der Regeneration »Bauchstrang und Muskulatur gemeinschaftlichem Boden entspringen«. Den bei der Regeneration auftretenden paarigen Ektodermwucherungen entsprechen entwicklungsgeschichtlich die von KLEINENBERG beschriebenen »Bauchplatten«,

welche auch in der Annelidenlarve in ziemlich bedeutendem Abstande von einander auftreten und nicht nur das Bauchmark, sondern auch den größten Theil aller Annelidenorgane liefern. Indem KLEINENBERG den Nachweis führt, dass diese Bauchplatten, die Bildner der sog. mesodermalen Organe, ihren Ursprung aus dem Ektoderm nehmen, gelangt er zu der Ansicht, dass das Mesoderm gar nicht als selbständiges, dem Ektoderm und Entoderm ebenbürtiges Keimblatt anerkannt werden dürfe, einer Auffassung, der sich auch ED. MEYER auf Grund eingehender entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen über »das Mesoderm der Ringelwürmer« angeschlossen hat. Wie aus den Angaben dieses Autors hervorgeht, »kann es bei der Larve von *Lopadorhynchus* keinem Zweifel unterliegen, dass die Mesodermstreifen ihren Bildungsherd im Ektoderm haben«, und weiterhin entnehmen wir, »dass der Vergleich der ontogenetischen Entstehung der verschiedenen Bestandtheile des sog. Mesoderms uns lehrt, dass es kein einheitliches mittleres Keimblatt giebt«.

Man wird ferner durch die Bildungsprocesse, wie ich sie bei der Regeneration der Limicolen fand, unwillkürlich an jene Entwicklungsvorgänge erinnert, welche in neuerer Zeit besonders von MEISENHEIMER an ganz anderen Objekten, nämlich an den Embryonen und Larven verschiedener Mollusken beschrieben wurden. Die Organe, welche man sonst vom Mesoderm ableitete, wie Pericardium, Herz und Niere, entstehen aus einem gemeinsamen Komplex von Organanlagen, welcher durch Wucherung des Ektoderms seinen Ursprung nahm, also in seiner Entstehung jener Zellenmasse nicht unähnlich ist, aus welcher wir auch bei der Regeneration der Oligochäten die »mesodermalen«, aber auch noch andere Organe hervorgehen sahen.

Mit diesen Hinweisen auf die Organbildungsvorgänge bei der Embryonalentwicklung und mit den Betrachtungen allgemeinerer Natur möchte ich die vorliegenden Untersuchungen über die Regenerationsvorgänge bei den limicolen Oligochäten abschließen.

Marburg a/L., im Februar 1902.

Nachtrag.

Nach Abschluss meiner Untersuchungen, als ich bereits Manuskript und Tafeln dieser Arbeit größtentheils zum Druck fertig gestellt hatte, erhielt ich die neueste Arbeit von Prof. J. NUSBAUM, nämlich den ersten Theil seiner »vergleichenden Regenerationsstudien: Über die morphologischen Vorgänge bei der Regeneration des künstlich abgetragenen hinteren Körperabschnittes bei Enchyträiden«. In Folge dessen sah ich mich veranlasst, die durch meine Untersuchungen gewonnenen Resultate, die in vielen wichtigen Punkten mit denjenigen NUSBAUM's übereinstimmen, zum Theil jedoch auch von denselben wesentlich abweichen, in Form einer vorläufigen Mittheilung im »Zoologischen Anzeiger, Bd. 25, 1902« zu publiciren.

Der Verfasser der citirten Arbeit hat zum ersten Male Vertreter der Familie der Enchyträiden (*Fridericia Ratzelii* [Eisen] und *Enchytraeus Buchholzii* [Vejd.]) auf ihre Regenerationsfähigkeit untersucht. Nach den Angaben NUSBAUM's wurden die Operationen von ihm in der Weise ausgeführt, dass er den Versuchsthieren die hintere Körperhälfte abtrennte. Während darauf »bei allen operirten Thieren ohne Ausnahme« eine Regeneration des caudalen Körperabschnittes erfolgte, trat eine Neubildung des Vorderendes nur in sehr seltenen Fällen ein, indem die operirten Exemplare zwar meist noch einige Wochen ohne Nahrungsaufnahme am Leben blieben, größtentheils jedoch keine neue Mundöffnung bildeten und schließlich zu Grunde gingen. Es ist dieses ein ganz ähnliches Ergebnis, wie ich es bei der gleichen Versuchsanordnung fast immer auch bei *Tubifex* erzielt habe; jedoch konnte ich mit Sicherheit feststellen, dass hier die Neubildung des Vorderendes stets von der Zahl der amputirten Segmente abhängig war, indem nach Entfernung von einigen wenigen Segmenten fast regelmäßig eine Regeneration des Vorderendes eintrat. Ob ähnliche Verhältnisse auch bei den Enchyträiden obwalten, wie man vermuthen möchte, muss vorläufig dahingestellt bleiben. Da NUSBAUM in Folge der eben erörterten Gründe die am Vorderende stattfindenden Neubildungsprocesse zunächst nicht studiren konnte, so wurde im vorliegenden Theil der Arbeit nur die Regeneration des Hinterendes behandelt, während Verfasser die des Vorderendes erst nach Abschluss weiterer Untersuchungen zu veröffentlichen gedenkt.

Die Ergebnisse NUSBAUM's in Bezug auf die Regeneration des Darmkanals werden in den folgenden Sätzen resumirt: »Der durch-

schnittene Darm bleibt verhältnismäßig lange Zeit offen, seine hintere Öffnung wird gewöhnlich Anfangs durch eine Anhäufung von visceralen Peritonealzellen, etwa wie durch einen Pfropf, geschlossen; etwas später gehen diese den Darm hinten umschließenden Zellen zu Grunde, worauf der Darm mit dem Ektoderm durch eine neugebildete, solide Zellenanhäufung sich in Verbindung setzt, welche aus dem Ektoderm der Hinterwand der Regenerationsknospe entsteht. Diese Zellenanhäufung wird hohl, und es bildet sich eine nach außen führende Darmöffnung; bald aber entsteht hier eine sekundäre, starke Einstülpung des Ektoderms als Anlage für den definitiven Anus und den definitiven Hinterdarm.« Am nächsten stehen diese Angaben NUSBAUM's denjenigen HEPKE's an *Naïs elinguis*, sind jedoch von diesen in so fern different als der alte Darm bei den Enchyträiden gar keinen Antheil an der Bildung des zuerst auftretenden, soliden Verbindungsstranges nimmt, indem dieser eine rein ektodermale Bildung darstellt, während nach den Beobachtungen HEPKE's der primäre Verbindungsstrang nicht nur aus dem Ektoderm, sondern theilweise auch durch Vermehrung der alten Darmepithelzellen entsteht. Hingegen finden die verschiedenen von mir und den übrigen Autoren bei der Regeneration der Anneliden beobachteten Bildungsmodi des Darmkanals nach NUSBAUM's Befunden bei den Enchyträiden überhaupt nicht statt. Ich selbst habe in der vorstehenden Abhandlung den Nachweis geführt, dass die regenerativen Entwicklungsvorgänge des Enddarmes, selbst bei ein und derselben Species, auf differente Weise vor sich gehen können, dass aber trotz der abweichenden Bildungsmodi stets ein gleiches Endresultat erzielt wird, nämlich die Neubildung eines kurzen, ektodermalen Enddarmes. Wenn nun auch unsere beiderseitigen Beobachtungen hinsichtlich dieses Endergebnisses, der ektodermalen Natur des neugebildeten Enddarmes, übereinstimmen, so sind sie doch im Einzelnen von einander recht abweichend, indem sich nach NUSBAUM die Regeneration des Darmkanals »einzig und allein durch Proliferation des Ektoderms« vollzieht, während ich mit v. WAGNER, RIEVEL, HAASE, SCHULTZ und anderen Autoren ein Auswachsen des durchschnittenen Darmes nach der Körperwand zu und damit eine Betheiligung desselben an der Regeneration des neuen beobachten konnte. Dennoch sehe ich mich nicht veranlasst, an der Richtigkeit der Befunde NUSBAUM's zu zweifeln, da diese Vorgänge wohl bei den verschiedenen Formen auf verschiedene Weise verlaufen dürften und Differenzen sogar bei derselben Species vorhanden sind, wie soeben erwähnt wurde.

Übereinstimmend mit meinen Befunden an *Tubifex* und *Naïs* beschreibt auch NUSBAUM eine in frühen Regenerationsstadien stattfindende dorsale Lagerung des Afters, ein Verhalten, das bei den von mir untersuchten Limicolen immerhin nur verhältnismäßig selten, bei den Enchyträiden hingegen regelmäßig aufzutreten scheint.

Von großem Interesse werden die noch zu erwartenden Befunde NUSBAUM's in Betreff der Regeneration des Vorderdarmes sein, indem es sich hier besonders um die Feststellung der wichtigen Frage handeln wird, ob der Pharynx der Enchyträiden (analog den Regenerationsvorgängen des Darmes am Hinterende) ektodermaler Herkunft ist oder wie bei den übrigen Oligochäten (*Tubifex*, *Naïs*, *Lumbriculus*, *Chaetogaster*, *Allolobophora* u. A.) abweichend von der Embryonalentwicklung entodermal entsteht.

Auch in Bezug auf die Regeneration des Nervensystems der Enchyträiden macht NUSBAUM eine Reihe wichtiger Angaben, indem auch er auf Grund seiner Beobachtungen zu dem Ergebnis gelangt, »dass zwar das neue Bauchmark vom Ektoderm sich entwickelt und alle Ganglienzellen desselben vom Ektoderm stammen und nicht durch Vermehrung der alten entstehen, dass jedoch von dem alten Bauchmarke viele weiter nach hinten auswachsende, durchschnittene Nervenfasern in das sich neubildende Nervensystem eindringen und dass auf diese Weise ein inniger Zusammenhang beider Theile zu Stande kommt«. Diese Befunde unseres Autors kann ich erfreulicherweise in allen Punkten bestätigen. Was jedoch die Frage anbetrifft, ob das neue Bauchmark bei der Regeneration aus paarigen oder unpaarigen Anlagen hervorgeht, so haben unsere Untersuchungen nicht zu völlig gleichen Resultaten geführt. Während bei *Tubifex* und *Naïs* zwei von einander unabhängig entstehende Ektodermwucherungen das Material zu dem späteren Bauchmark liefern, ist nach NUSBAUM die Proliferationsstelle des Bauchmarkes unpaar; andererseits giebt jedoch auch NUSBAUM an, dass die Zellenwucherung in den lateralen Theilen stärker und energischer als in der Mitte vor sich geht, eine Thatsache, die auch hier auf »eine gewisse Paarigkeit der Anlage« hinweist, »so dass man gewissermaßen von paarigen, wiewohl von Anfang an ganz zusammenhängenden Anlagen des neuen Bauchmarkes sprechen kann«.

Am eingehendsten hat sich NUSBAUM mit dem Studium der Muskelfaserregeneration beschäftigt, wofür die Enchyträiden offenbar sehr geeignete Objekte sind. In weitgehender Weise decken sich meine Ergebnisse mit der folgenden sich auf die Regeneration

der longitudinalen Muskulatur der Leibeswand beziehenden Darstellung NUSBAUM's: »Ein Theil der Muskelfasern und zwar derjenige, von welchem die ventro-laterale Längsmuskulatur der Leibeswand und die der Septa entsteht, entwickelt sich in innigem Zusammenhang mit der Bauchmarkanlage, so dass man gewissermaßen von einer gemeinsamen Neuromuskelanlage sprechen möchte in solchem Sinne, wie es KLEINENBERG für *Lopadorhynchus* angenommen hat. Ein anderer Theil und zwar die dorsale Längsmuskulatur verdankt ihre Entstehung einzelnen Zellengruppen, welche vom Ektoderm sich ablösen und gegen die Leibeshöhle migriren.« Auch ich habe in meiner Darstellung darauf hingewiesen, dass die Ringmuskulatur auf andere Weise als die Längsmuskulatur regenerirt und höchst wahrscheinlich direkt von ektodermalen Elementen geliefert wird, während ich jedoch im Einzelnen meine Untersuchungen nach dieser Richtung hin nicht so weit wie NUSBAUM ausgedehnt habe. Ein Gleiches gilt auch bezüglich der Regeneration der Darmmuscularis, worüber unser Autor zu folgenden Resultaten gelangt: »Die longitudinale (äußere) Muskulatur des Darmes entsteht sehr wahrscheinlich, wie die longitudinale Muskulatur der Leibeswand, aus den in die Leibeshöhle eingewanderten myogenen Elementen. — Die cirkuläre (innere) Muskulatur des Darmes entsteht aus Epithelzellen des neugebildeten (ektodermalen) Hinterdarmes auf dieselbe Weise, wie die cirkuläre Muskulatur der Leibeswand aus den Epidermiszellen.«

Die Borstensäcke, die Muskeln derselben, sowie endlich alle diejenigen Gebilde, welche wir als mesodermal betrachten, entwickeln sich nach den Angaben NUSBAUM's aus dem neugebildeten Ektoderm der Regenerationsknospe, was auch mit meinen Beobachtungen in vollem Einklang steht.

Es würde zu weit führen, wenn ich an dieser Stelle noch auf die weiteren Resultate der Arbeit NUSBAUM's eingehen sollte; ich muss desshalb diesbezüglich auf die Originalarbeit selbst verweisen.

Ferner erschien nach Abschluss meiner Untersuchungen eine Abhandlung von O. HÜBNER: »Neue Beiträge aus dem Gebiete der Regeneration und ihre Beziehungen zu Anpassungserscheinungen«. Dieser Autor führte Regenerationsversuche an Vertretern der verschiedensten Klassen des Thierreichs aus, an *Volvox*-Arten, Cladoceren, Copepoden, Libelluliden- und Ephemeriden-Larven und Lumbriciden. Da für uns besonders die sich auf Lumbriciden beziehenden Resultate von Interesse sind, mögen nur diese hier in

Kürze besprochen werden. Die Experimente HÜBNER's bestanden nicht in der vollständigen Amputation des vorderen oder hinteren Körperabschnittes, sondern beschränkten sich darauf, einzelne Theile von Organen, wie des Nervensystems oder des Genitalapparates zu exstirpiren. Während die Versuche mit Samenblasenexstirpationen nur negative Resultate ergaben, indem keine Regeneration erfolgte, fand nach Entfernung des oberen Schlundganglions oder kleinerer Theile des Bauchmarkes schon in verhältnismäßig kurzer Zeit eine Neubildung der excidirten Partien statt. Verfasser stellte fest, dass die alten Nervenstümpfe bei den Neubildungsprocessen weder Zellenanhäufungen noch Zelltheilungen erkennen lassen und sich somit nicht an der Hervorbringung der neuen nervösen Elemente betheiligen, dass vielmehr die Regeneration derselben nur von der Epidermis aus vor sich geht und zwar von der Schnittwunde, die gewissermaßen den Auslösungsreiz für die Regeneration abgiebt. Hinsichtlich dieser Befunde befindet sich HÜBNER in Übereinstimmung mit meinen Beobachtungen an Limicolen, ferner auch mit HEPKE, HAASE, SCHULTZ, v. WAGNER und NUSBAUM, andererseits jedoch im Gegensatz zu den Angaben HESCHELER's und FRIEDLÄNDER's, von denen eine Betheiligung der alten Nervenstümpfe, sowie von letzterem Autor zugleich auch eine Mitwirkung der Leukocyten an der Regeneration des neuen Nervengewebes beschrieben worden ist. — Auf die zahlreichen weiteren Ergebnisse der vorliegenden Arbeit, sowie auf die theoretischen Erörterungen bezüglich der Regeneration als Anpassungserscheinung, kann hier nicht näher eingegangen werden.

Verzeichnis der citirten Litteratur.

1. R. S. BERGH, Die Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Kosmos 1886, Bd. II.
2. —— Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden. Diese Zeitschr. Bd. L. 1890.
3. —— Vorlesungen über allgemeine Embryologie. Wiesbaden 1895.
4. M. v. BOCK, Über die Knospung von Chaetogaster diaphanus. Jen. Zeitschr. f. Nat. Bd. XXXI. 1897.
5. CH. BONNET, Traité d'Insectologie. Seconde partie: Observations sur quelques espèces de Vers d'eau douce qui, coupés en morceaux deviennent autant d'animaux complets. Oeuvres d'histoire nat. et de Philosophie de CH. BONNET. T. I. Neuchâtel 1779.

6. C. Bülow, Über Theilungs- und Regenerationsvorgänge bei Würmern (Lumbriculus variegatus Grub.). Arch. f. Naturg. 49. Jahrg. Bd. I. 1883.
7. —— Die Keimschichten des wachsenden Schwanzendes von Lumbriculus variegatus. Diese Zeitschr. Bd. XXXIX. 1883.
8. Ch. B. Davenport, Experimental Morphologie. Part second: Effect of Chemical and Physical Agents upon growth. 1899.
9. H. Eisig, Zur Entwicklungsgeschichte der Capitelliden. Mitth. a. d. Zool. Station zu Neapel. Bd. XIII. 1898.
10. J. Fraipont, Le genre Polygordius. Faunaund Flora des Golfes von Neapel. Berlin 1887.
11. Fraisse, Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbelthieren. Kassel und Berlin 1885.
12. B. Friedländer, Über die Regeneration der herausgeschnittenen Theile des Centralnervensystems von Regenwürmern. Diese Zeitschr. Bd. LV. 1895.
13. C. M. Fürst, Haarzellen und Flimmerzellen. Zool. Anz. Bd. XVIII. 1900.
14. T. W. Galloway, Observations on non-sexual reproduction in Dero vaga, Bull. Museum of. Comp. Zool. at Harv. Coll. Vol. XXXV. Cambridge 1899.
15. A. Goette, Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer. Leipzig 1882 und 1884.
16. A. Gurwitsch, a. Studien über Flimmerzellen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. LVII. 1901. — b. Die Haarbüschel der Epithelzellen. Zugleich ein Beitrag zur Centralkörperfrage in den Epithelien. Ebenda. Bd. LIX. 1902.
17. H. Haase, Über Regenerationsvorgänge bei Tubifex rivulorum, mit besonderer Berücksichtigung des Darmkanals und des Nervensystems. Diese Zeitschr. Bd. LXV. 1898.
18. B. Hatschek, Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arbeit a. zool. Inst. Wien. I. Bd. 1878 und VI. Bd. 1886.
19. M. Heidenhain, Beitrage zur Aufklärung des wahren Wesens der faserförmigen Differenzirungen. Anat. Anz. XVI. Bd. 1899.
20. P. Hepke, Zur Regeneration der Naïden. Zool. Anz.. Bd. XIX. 1896. p. 513 bis 516.
21. —— Über histo- und organogenetische Vorgänge bei den Regenerationsprocessen der Naïden. Diese Zeitschrift. Bd. LXIII. 1897.
22. K. Hescheler, Über Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden. I. Theil. Jen. Zeitschr. Nat. Bd. XXX. 1896.
23. —— Über Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden. II. Theil. (Histo- und organogenetische Untersuchungen.) ibid. Bd. XXXI. 1898.
24. R. W. Hoffmann, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Oligochäten. Diese Zeitschr. Bd. LXVI. 1899.
25. O. Hübner, Neue Versuche aus dem Gebiete der Regeneration und ihre Beziehungen zu Anpassungserscheinungen. Zool. Jahrb. XV. Abth. f. Syst. 1901.
26. J. v. Kennel, Über Ctenodrilus pardalis. Arb. zool. Inst. Würzburg. Bd. V. 1882.
27. N. Kleinenberg, Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus. Diese Zeitschr. Bd. XLIV. 1886.
28. A. Kowalevsky, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Petersburg, 1871.

29. E. Korschelt, Über das Regenerationsvermögen der Regenwürmer. Sitzungsbericht d. Ges. z. Beförd. d. ges. Naturw. zu Marburg. 1897.
30. —— Über Regenerations- und Transplantationsversuche an Lumbriciden. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges. Bd. VIII. 1898.
31. J. Kroeber, An Experimental Demonstration of the Regeneration of the Pharynx of Allolobophora from Entoderm. Biol. Bull. Vol. II, No. 3. 1900.
32. Leuckart, Über die ungeschlechtliche Vermehrung von Naïs proboscidea. Arch. f. Naturg. 17. Jahrg. 1851.
33. A. Malaquin, La formation du chizoïte dans la scissiparité chez les Filogranes et les Salmacines. Compt. Rend. T. CXXI. 1895.
34. C. Mayer, Reproduktionsvermögen und Anatomie der Naïden. Verh. d. nat. Ver. preuß. Rheinlande. 16. Jahrg. 1859.
35. —— Reproduktionsvermögen der Naïden. Froriep's Notizen. 1859. II. p. 216.
36. J. Meisenheimer, Entwicklungsgeschichte von Limax maximus. I. und II. Theil. Diese Zeitschr. Bd. LXII und LXIII. 1896 und 1898.
37. —— Entwicklungsgeschichte von Dreissensia polymorpha. Ebenda. Bd. LXVI. 1900.
38. Ed. Meyer, Studien über den Körperbau der Anneliden. Das Mesoderm der Ringelwürmer. Mitth. a. d. Zool. Station Neapel. Bd. XIV. 1901.
39. A. Michel, Sur le bourgeon de régéneration caudale chez les Annélides. Compt. Rend. T. CXXIII. Paris 1896.
40. —— Recherches sur la régéneration chez les Annélides. Bull. Scient. de la France et de la Belg., publ. par A. Giard. T. XXXI. Paris 1898.
41. T. H. Morgan, Regeneration in Allolobophora foetida. Arch. f. Entwicklungsmechanik. V. 1897.
42. O. F. Müller, Von Würmern des süßen und salzigen Wassers. Kopenhagen. 1771.
43. D. Nasse, Beiträge zur Anatomie der Tubificiden. Dissertation, Bonn 1882.
44. J. Nusbaum, Vergleichende Regenerationsstudien. I. Theil: Über die morphologischen Vorgänge bei der Regeneration des künstlich abgetragenen hinteren Körperabschnittes bei Enchyträiden. Poln. Arch. f. biol. und medicin. Wissensch. I. Bd. 1901.
45. K. Peter, Die Centren für die Flimmer- und Geißelbewegung. Anat. Anz. XV. Bd. 1895.
46. O. Rabes, Transplantationsversuche an Lumbriciden. Histologie und Physiologie der Transplantationen. Arch. f. Entwicklungsmechanik der Organismen (Roux). Bd. XIII. 1901.
47. H. Randolph, The regeneration of the tail in Lumbriculus. Journ. of Morph. Vol. VII. 1892.
48. H. Rievel, Die Regeneration des Vorder- und Enddarmes bei einigen Anneliden. Diese Zeitschr. LXII. 1896.
49. L. Roule, Études sur le développement des Annélides et en particulier d'un Oligochète limicole marin. Ann. Sc. Nat. Sér. Zool. Tome VII. 1889.
50. —— L'Embryologie comparée, Paris 1894.
51. W. Roux, Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen. Bd. II. 1895.
52. Roesel v. Rosenhof, Die Insektenbelustigungen. III. Theil 1755.
53. W. Salensky, Études sur le développement des Annélides. Archive de Biologie T. III, 1882, T. IV, 1883 und T. VI, 1887.

54. E. Schultz, Aus dem Gebiet der Regeneration. Diese Zeitchr. Bd. LXVI. 1899.
55. M. Schultze, Über Fortpflanzung und Theilung bei Naïs proboscidea. Wiegmann's Arch. f. Naturg. 1849. 15. Jahrg. Bd. I.
56. —— Noch ein Wort über ungeschlechtliche Vermehrung von Naïs proboscidea. Ebenda. 1852. 18. Jahrg.
57. C. Semper, Die Knospung der Naïden. Arb. a. zool. Inst. zu Würzburg. 1876/77.
58. —— Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere und Biologie der Oligochäten. ibid. Bd. I—III.
59. J. D'Udekem, Histoire naturelle du Tubifex des ruisseaux. Mém. cour. et mém. des sav. étr. publ. p. l'acad. roy. Belg. T. XXVI. 1855.
60. F. Vejdovský, System und Morphologie der Oligochäten. Prag 1884.
61. —— Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag 1888—92.
62. F. v. Wagner, Einige Bemerkungen über das Verhältnis von Ontogenie und Regeneration. Biol. Centralblatt. Bd. XIII. 1893.
63. —— Zwei Worte zur Kenntnis der Regeneration des Vorderdarmes bei Lumbriculus variegatus. Zool. Anzeiger. Bd. XX. 1897.
64. —— Beiträge zur Kenntnis der Reparationsprocesse bei Lumbriculus variegatus Gr. I. Theil. Zool. Jahrb. v. Spengel. Heft IV. 1900.
65. E. B. Wilson, The Embryologie of the Earthworms. Journ. Morph. Boston. Vol. III. 1889.
66. M. v. Zeppelin, Über den Bau und die Theilungsvorgänge von Ctenodrilus monostylus. Diese Zeitschrift. Bd. XXXIX. 1883.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemein geltende Bezeichnungen:

a, After;
ab, Afterbucht;
abm, altes Bauchmark;
bg, Bauchgefäß;
bm, Bauchmark;
bls, Blutsinus;
bs, Borstensack;
d, Darmkanal;
dis, Dissepiment;
epst, Epidermiseinstülpung;
fs, Fibrillensubstanz;
gl, Ganglien;
gw, Blutgefäßwand;
lm, Längsmuskulatur;
mb, Mundbucht;
mh, Mundhöhle;
neph, Nephridien;
osg, oberes Schlundganglion;
ph, Pharynx;
rm, Ringmuskulatur;
rgz, Regenerationszellen;
wu, Wucherung des Körperepithels.

Sämmtliche Figuren sind mit Hilfe des Zeichenapparates entworfen.

Tafel I.

Fig. 1—5. Sagittalschnitte durch regenerirende Vorderenden von *Naïs proboscidea*, die Neubildung des Vorderdarmes darstellend.

Fig. 1. 56 Stunden nach der Operation. Der Darm, kontrahirt und geschlossen, stellt eine kompakte Zellenmasse dar. Vergr. Obj. VII, Oc. I, Leitz.

Fig. 2. 70 Stunden nach der Operation. Der Darm durchbohrt mit seiner Spitze das Körperepithel; die Darmzellen in reger Vermehrung begriffen, ein

Darmlumen nicht vorhanden, die Mundbuchteinziehung bereits schwach angedeutet. Das junge Bauchmark befindet sich noch im Zusammenhang mit dem Ektoderm. Vergr. Obj. VII, Oc. I. LEITZ.

Fig. 3. 79 Stunden nach der Operation. Epidermiseinsenkung zur Mundbildung; beginnende Lumenbildung im entodermalen Darm. Vergr. Obj. VII, Oc. I. LEITZ.

Fig. 4. $3^1/_2$ Tage nach der Operation. Kopflappen bereits charakteristisch geformt; Bildung des Pharynx; Erweiterung des Darmlumens. Vergr. Obj. VII, Oc. I. LEITZ.

Fig. 5. 6 Tage nach der Operation. Der Mund ist aus dem Ektoderm, der Pharynx aus dem Entoderm regenerirt. Die Grenze zwischen Darm- und Körperepithel noch deutlich sichtbar. Vergr. Obj. V, Oc. III. LEITZ.

Fig. 6—14. Sagittalschnitte durch regenerirende Hinterenden von *Tubifex rivulorum*, die Neubildung des Afters darstellend. Sämmtlich vergr. Obj. VII, Oc. I. LEITZ.

Fig. 6. 30 Stunden nach der Operation. Darm und Körperwand geschlossen.

Fig. 7. 60 Stunden nach der Operation. Durchbruch des Darmes und Verschmelzung desselben mit dem Körperepithel. Deutliche Grenze zwischen Ektoderm und Entoderm.

Fig. 8. 5 Tage nach der Operation. Einsenkung des Körperepithels zur Bildung des ektodermalen Enddarmes.

Fig. 9[1]. 9 Tage nach der Operation. Darm ins Körperinnere zurückgezogen und geschlossen; das Körperepithel zieht glatt über ihn hinweg. An der Ventralseite eine umfangreiche, ektodermale Wucherung.

Fig. 10. 10 Tage nach der Operation. Eine seichte Ektodermeinbuchtung wächst dem geschlossenen Darm entgegen.

Fig. 11. 10 Tage nach der Operation, Verschmelzung der Ektodermeinbuchtung mit den entodermalen Darmzellen.

Fig. 12. 11 Tage nach der Operation. Die Ektodermeinstülpung (Proktodäum) hat an Größe zugenommen. Der Darmdurchbruch steht nahe bevor.

Fig. 13. 13 Tage nach der Operation. Der Darmdurchbruch und die Neubildung des Afters und ektodermalen Enddarmes sind erfolgt.

Fig. 14. 16 Stunden nach der Operation. Der After ist durch direkte Verlöthung von Darm- und Körperepithel, ohne Verschluss des Darmes, neugebildet.

Tafel II.

Fig. 15—17. Sagittalschnitte durch regenerirende Hinterenden von *Naïs proboscidea.*

Fig. 15. 8 Stunden nach der Operation. Der After ist durch direkte Verlöthung von Darm- und Körperepithel bereits neugebildet. Vergr. Obj. VII, Oc. I. LEITZ.

Fig. 16. 48 Stunden nach der Operation. Darm kontrahirt und geschlossen. Wucherung des Körperepithels und Verbindung ektodermaler Elemente mit dem Bauchmark. Vergr. Obj. VII, Oc. I. LEITZ.

Fig. 17. 4 Tage nach der Operation. Die Regeneration eines kurzen, ektodermalen Enddarmes ist erfolgt. Vergr. Obj. VII, Oc. I. LEITZ.

Fig. 18—24. Querschnitte durch regenerirende Hinterenden von *Tubifex rivulorum.* Sämmtlich vergr. Obj. VII, Oc. III. LEITZ.

---

[1] Die Neubildung der in Fig. 9—13 dargestellten Hinterenden fand im Winter statt, worauf die lange Zeitdauer der Regeneration zurückzuführen ist.

Fig. 18. 5 Tage nach der Operation. Auftreten von paarigen, von einander getrennten Ektodermwucherungen an den ventro-lateralen Partien der Epidermis.

Fig. 19. (Aus derselben Serie wie Fig. 18.) Vereinigung der Ektodermwucherungen, deren paariger Ursprung noch deutlich erkenntlich ist.

Fig. 20. 5 Tage nach der Operation. Die ursprünglich paarigen Zellenmassen sind vollständig mit einander verschmolzen, die Zellenwucherung an den seitlichen Epidermispartien dauert fort.

Fig. 21. 8 Tage nach der Operation. Die ektodermalen Regenerationszellen, in reger Vermehrung befindlich, stellen noch ein indifferentes Bildungsmaterial dar und füllen den Raum der Leibeshöhle zum größten Theil vollkommen aus. Eine gesonderte Bauchmarkanlage ist noch nicht vorhanden.

Fig. 22. 12 Tage nach der Operation. An der Ventralseite Anlage des Bauchmarkes mit nervöser Fasersubstanz; die Theilungen der Regenerationszellen dauern fort.

Fig. 23. (Aus derselben Serie wie Fig. 22.) Weitere Differenzirung des Bauchmarkes und Abgrenzung desselben von der Umgebung; Fasersubstanz und LEYDIG'sche Riesenfasern gebildet. — Regeneration des Hautmuskelschlauches und der Darmmuscularis.

Fig. 24. (Aus derselben Serie wie Fig. 22 und 23.) Bauchmark typisch geformt und von einer bindegewebigen Hüllschicht umgeben. Regeneration des Hautmuskelschlauches.

Fig. 25. 12 Tage nach der Operation. Sagittalschnitt durch ein Hinterregenerat von *Tubifex*. Ektodermaler Enddarm. An der Spitze des Regenerates die mit dem proliferirenden Ektoderm noch zusammenhängende Wucherungszone, weiter nach vorn zu fortschreitende Segmentirung und Zerfall in Ganglienpaare. Bildung der Dissepimente. Vergr. Obj. VII, Oc. I. LEITZ.

Tafel III.

Fig. 26. Flimmerepithel des regenerirten Darmes von *Naïs proboscidea*. Die Cilien, mit Basalkörperchen versehen, setzen sich in das Protoplasma der Zellen fort. $^1/_{12}$ hom. Immers.; Apert. 1,25. Kompensationsocular VI. ZEISS.

Fig. 27. Querschnitt durch ein Hinterregenerat von *Naïs proboscidea*. 3 Tage nach der Operation. Auftreten der paarigen Ektodermwucherungen. Obj. VII, Oc. III. LEITZ.

Fig. 28—32. Querschnitte eines 4 Tage alten Hinterregenerates von *Naïs proboscidea* (aus einer Schnittserie). Sämmtl. vergr. Obj. E, Oc. II. ZEISS.

Fig. 28. Die paarigen Ektodermwucherungen erzeugen ein umfangreiches, indifferentes Bildungsmaterial.

Fig. 29. Die ganze Ventralfläche in Wucherung begriffen. Die Bauchmarkanlage selbst ringsum in Zusammenhang mit den umgebenden Regenerationszellen. Beginnende Bildung der nervösen Fasersubstanz. Bildung des Ventralgefäßes, sowie der Muskulatur.

Fig. 30. Die Bauchmarkanlage von der Umgebung schwach abgegrenzt. Bildung des Ventralgefäßes und der Muskulatur.

Fig. 31. Fortschreitende Isolation des Bauchmarkes von der Umgebung. Bildung des Ventralgefäßes, der Muskulatur und der Borsten.

Fig. 32. Normal aussehendes Querschnittsbild. Es hat eine weitere Differenzirung der neugebildeten Organe, des Bauchmarkes, des Ventralgefäßes, der Muskulatur, der Borstensäcke und der Nephridien stattgefunden.

Ein Beitrag zur Kenntnis der Bipaliiden.

Von

Cand. phil. **Jos. Müller.**

(Aus dem zoologischen Institute der Universität Graz.)

Mit Tafel IV—VI und 3 Figuren im Text.

Durch gütige Vermittlung des Herrn Hofrath Prof. Dr. L. v. Graff konnte ich eine Anzahl von neuen, in Alkohol konservirten Bipaliiden untersuchen, die im Nachstehenden beschrieben werden. Meine Hauptaufgabe war das Studium der Anatomie des Kopulationsapparates dieser neuen Formen, von denen leider nur je ein Exemplar vorhanden war. Ich musste mich daher darauf beschränken, Sagittalschnittserien durch die Gegend des Kopulationsapparates anzufertigen, nach denen allerdings die Kopulationsorgane recht gut zu rekonstruiren sind; doch wären Querschnittserien für das genaue Verständnis gewisser Verhältnisse, wie z. B. des Verlaufes mancher Muskeln, eine sehr gute Ergänzung zu den Sagittalschnittserien gewesen.

Nur von der fraglichen neuen Varietät des *Bipalium phebe* habe ich keine Schnittserien angefertigt; und von den übrigen Arten, die geschnitten wurden, war eine, nämlich *Bipalium megacephalum* n. sp., noch nicht geschlechtsreif, so dass nur folgende neue Arten in Bezug auf den Kopulationsapparat untersucht wurden: *Bipalium virile* n. sp., *Bipalium graffi* n. sp., *Bipalium böhmigi* n. sp. und *Bipalium penzigi* n. sp. Außerdem habe ich von einer bereits beschriebenen, jedoch anatomisch noch völlig unbekannten Art, nämlich *Bipalium robiginosum* v. Graff[1], die Kopulationsorgane auf Grund einer Sagittalschnittserie untersucht.

Die Schnitte wurden theils mit Ehrlich'schem Hämatoxylin und nachher mit Eosin gefärbt, theils wurden sie nach der Van-Gieson-schen Methode behandelt. So weit es der Erhaltungszustand gestattete,

[1] Monographie der Turbellarien. II. p. 435. Taf. X, Fig. 5—7.

habe ich auch die Histologie des Kopulationsapparates berücksichtigt; im Allgemeinen waren aber meine Objekte so schlecht konservirt, dass ich über manche histologische Details im Unklaren blieb. — Da bei der Anfertigung der Schnittserien durch den Kopulationsapparat auch der Pharynx mit geschnitten wurde, so habe ich anhangsweise Einiges über seine Form mitgetheilt; mit der Histologie des Pharynx habe ich mich nicht beschäftigt.

Im Nachstehenden werden zunächst die einzelnen neuen Formen in Bezug auf ihr Exterieur beschrieben; die anatomischen und histologischen Verhältnisse der Kopulationsorgane habe ich im zweiten Theil dieser Arbeit für alle von mir untersuchten Formen zusammen und zwar vergleichend dargestellt. Die Terminologie ist der v. Graffschen Monographie der Turbellarien, II, *Tricladida terricola* (Landplanarien), Leipzig 1899 entnommen. Dieses Werk wird nachfolgend in der abgekürzten Form: »v. Graff, Turbell. II« citirt. Bei der Beschreibung der Färbung der einzelnen Arten habe ich mich im Wesentlichen an die von Saccardo (Chromotaxia seu Nomenclator colorum, Patavii 1894) angegebenen Farbenbezeichnungen gehalten.

Bevor ich zum Gegenstand übergehe, sei es mir erlaubt, meinen hochgeschätzten Lehrern, Herrn Hofrath Prof. Dr. L. v. Graff und Herrn Prof. Dr. L. Böhmig für ihre freundliche Unterstützung bei der Ausführung der vorliegenden Arbeit meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Beschreibung der neuen Formen[1].

Bipalium virile nov. spec.

(Taf. IV, Fig. 1, 1*a* und 1*b*.)

Von ziemlich breiter Körperform, nach vorn und nach hinten nur wenig verjüngt. Kopfplatte mit wohl entwickelten, nach hinten

[1] Ich möchte hier bemerken, dass mir die von v. Graff in seiner Monographie der Turbellarien, II. Bd., vorgenommene Eintheilung der Bipaliiden in drei Gattungen (*Perocephalus*, *Bipalium* und *Placocephalus*) auf Grund gewisser Unterschiede in der Form und Größe der Kopfplatte und in der Form des Körpers, nicht leicht durchführbar ist, und meiner Ansicht nach der natürlichen Verwandtschaft nicht entsprechen dürfte; denn es ist in manchen Fällen die Entscheidung, welche von den drei genannten Gattungen vorliegt, auf Grund der angeführten Merkmale (Form der Kopfplatte und des Körpers) mehr oder minder willkürlich; ferner würde man mitunter verschiedene Individuen ein und derselben Art bei Zugrundelegung der Form der Kopfplatte als Eintheilungsprincip in verschiedene Genera vertheilen müssen. Übrigens, falls man auch nach der Form der Kopfplatte und des Körpers einzelne Artengruppen scharf

stark zurückgebogenen Öhrchen. Oberseite schwärzlich-rußbraun, im vorderen Körperdrittel mit zwei symmetrisch gelegenen helleren Querflecken, die sich aber nur wenig scharf von der dunklen Grundfarbe abheben. Außerdem sind auf der Oberseite noch andere unbestimmte hellere Partien zu sehen, von denen namentlich zwei größere zu Beginn des hinteren Körperdrittels gelegene etwas deutlicher hervortreten. In der Mittellinie verläuft ein heller Streifen, der jedoch nur vorn schärfer markirt ist und ein Stück weit in die Kopfbasis hineinragt; zu beiden Seiten dieses hellen Streifens ist das Pigment dichter angehäuft, so, dass ein dunkler Saum zu Stande kommt. Die Kopfplatte ist sehr charakteristisch gefärbt; am äußeren Rande finden wir eine dunkle sogenannte »Stirnbinde«, die in der Mitte mit einem breiten dunklen medianen Fleck in Verbindung steht, der seiner Lage nach als »Keilfleck« zu bezeichnen ist (siehe v. GRAFF, Turbell. II, p. 30) und in welchen sich der mediane helle Längsstreifen hineinerstreckt; zu beiden Seiten des Keilfleckes finden wir zwei dunkle, den größten Theil der Öhrchen einnehmende Makeln, die am Innenrand derselben beginnend gegen den Keilfleck ziehen, mit welchem sich die rechte dunkle Makel verbindet, während die linke durch einen schmalen hellen Streifen von demselben deutlich getrennt ist, so dass eine kleine Asymmetrie in Bezug auf die Zeichnung der Kopfplatte bei dem vorliegenden Exemplar zu Stande kommt. Die helle Grundfarbe der Kopfplatte ist durch die starke Ausdehnung dieser dunklen Zeichnung sehr reducirt; wir finden nur eine helle, in der Mitte unterbrochene Binde innerhalb der dunklen Stirnbinde und zwei annähernd dreieckige, schiefgestellte Flecken an der Kopfbasis, von

---

und deutlich abgrenzen könnte, so würde dies allein nicht genügen, um dieselben zu natürlichen Gattungen (d. h. zu Arten-Gruppen, deren Mitglieder unter einander durch engere Verwandtschaft verbunden sind als mit denen anderer Arten-Gruppen) zu erheben, wenn nicht auch andere Merkmale (namentlich anatomische) diese Gruppen charakterisiren. Nun sind andere, durchgreifende Merkmale für *Perocephalus*, *Bipalium* und *Placocephalus* nicht bekannt, ja es bestehen mitunter zwischen Arten von zwei verschiedenen eben genannten Gattungen größere Unterschiede in Bezug auf den anatomischen Bau als zwischen manchen Arten von ein und derselben Gattung. Aus all diesen Gründen halte ich es für zweckmäßiger, die Gattungen *Perocephalus*, *Bipalium* und *Placocephalus* wieder zur alten Gattung *Bipalium* zu vereinigen. Ich habe daher auch sämmtliche in der vorliegenden Arbeit neu beschriebenen Formen als *Bipalium*-Arten angeführt und erwähne nur, dass, wenn man an der Eintheilung der Bipaliiden in die drei genannten Gattungen festhalten will, die von mir zuletzt beschriebene Art, nämlich *Bipalium penzigi*, zu *Perocephalus* zu stellen wäre.

denen der linke durch eine schmale Brücke mit der eben erwähnten hellen Binde zusammenhängt.

Die Unterseite ist rußbraun (fuligineus), zu beiden Seiten der Kriechleiste heller; die Kriechleiste selbst ist weißlich, in der Mittellinie strohgelb (stramineus). Die Kopfplatte ist auf der Unterseite rußbraun, nur die Sinneskante ist, wie gewöhnlich, weißlich.

Die Augenstellung ist wegen der dunklen Färbung des Thieres schwer zu erkennen. Mit Sicherheit habe ich nur eine Zone von Augen am äußeren Rand der Kopfplatte gesehen.

Die Gesammtlänge des einzigen mir vorliegenden Exemplares beträgt 51 mm bei einer Maximalbreite des Körpers (ungefähr in der Mitte) von 7,5 mm; die Breite der Kopfplatte beträgt 10 mm, die des Halses 4,2 mm, die Distanz der Mundöffnung vom Vorderende 25 mm, die der Geschlechtsöffnung von der Mundöffnung 8,5 mm. Die Kriechleiste ist fast 2 mm breit und ist an ihrem Vorderende (in der Kopfbasis) etwas verbreitet. Im Querschnitt erscheint das Thier ziemlich flach, auf der Dorsalseite schwach gewölbt, auf der Ventralseite fast eben, mit wenig vorspringender Kriechleiste.

Fundort: Si Rambé (Sumatra occ.), gesammelt von E. Modigliani im Januar 1891. Eigenthum des Museo civico di Genova.

Anatomisch fällt bei dieser Art die kolossale Entwicklung des männlichen Kopulationsorgans auf, wesshalb sie den Namen virile führen mag.

Bipalium graffi nov. spec.

(Taf. IV, Fig. 2, 2*a* und 2*b*.)

Von langgestreckter Gestalt, nach vorn allmählich und schwach verjüngt; das Schwanzende fehlt bei dem mir vorliegenden Exemplar und auch die Kopfplatte ist ziemlich stark defekt. So weit man nach dem Erhaltenen schließen kann, waren die Öhrchen wohl entwickelt und etwas nach hinten gekrümmt, wie ich es in Fig. 2 durch einen einfachen Kontour angedeutet habe.

Die Oberseite erscheint in Alkohol graubraun; in Xylol nimmt sie einen mehr rein braunen Ton an, wie es in Fig. 2 dargestellt ist. In der vorderen Körperhälfte befinden sich, in größeren Abständen von einander angeordnet, drei Gruppen von hellen Flecken. Die erste Gruppe befindet sich ungefähr 5 mm hinter der Kopfbasis und besteht aus zwei hakenförmigen nach hinten gerichteten Flecken; die beiden folgenden Gruppen bestehen aus je vier kleinen länglich ovalen in

einer Querreihe angeordneten Makeln, wobei die inneren von einander weiter entfernt sind als von den äußeren. Die Kopfplatte ist nach demselben Typus gezeichnet, wie die vorhergehende Art, nur ist die Ausdehnung der dunklen Zeichnung etwas geringer, so dass die helle Grundfarbe mehr hervortritt.

Die Ventralseite ist von derselben Farbe, wie die Oberseite, nur etwas heller; zu beiden Seiten der strohgelben, in der Mittellinie etwas dunkleren Kriechleiste ist ein weißlicher Streifen vorhanden. Die Unterseite der Kopfplatte erscheint (wenigstens, so weit dieselbe erhalten ist) fast einfarbig graubraun, nur am Innenrande der Öhrchen ist ein unbestimmter dunklerer Fleck, entsprechend den beiden auf der Dorsalseite der Öhrchen befindlichen Makeln vorhanden.

Von Augen habe ich, eben so wie bei der vorigen Art, nur eine Randzone auf der Kopfplatte sehen können.

Die Gesammtlänge des mir vorliegenden defekten Exemplars beträgt 83 mm; wäre das Schwanzende intakt, so würde das Thier beiläufig 90 mm lang sein. Die Kopfplatte ist ebenfalls defekt; sie dürfte 9—10 mm breit gewesen sein. Die Breite der Halsregion beträgt 3,5 mm, die Maximalbreite des Rumpfes fast 5 mm, die Entfernung der Mundöffnung vom Vorderende 38 mm, jene der Geschlechtsöffnung von der Mundöffnung 13,5 mm. Die deutlich vorspringende Kriechleiste ist 1,3 mm breit. Der Querschnitt durch den Rumpf ist mehr als zweimal so breit als hoch; die Dorsalseite ist mäßig gewölbt, die Ventralseite viel flacher.

Fundort: Baram-Distrikt (Borneo). Gesammelt am 28. November 1896. Eigenthum des British Museum.

Ich gestatte mir diese Species zu Ehren des Verfassers der Monographie der Turbellarien, Herrn Prof. Dr. L. v. Graff zu benennen.

Bipalium böhmigi nov. spec.

(Taf. IV, Fig. 3, 3*a* und 3*b*.)

Lang gestreckt, ziemlich gleich breit, nach vorn nur sehr wenig, gegen das Hinterende etwas stärker verjüngt. Kopfplatte mit ziemlich großen, nach hinten gebogenen Öhrchen. Die Farbe der Oberseite ist schmutzig olivengrün und hat zugleich einen gelblich-braunen Ton. Ein schmaler medianer Streifen, der an der Kopfbasis endigt, und sechs den ganzen Rücken einnehmende Makelpaare weißlich. Sämmtliche Makeln sind von einem schwarzen Saum umgeben. Die beiden ersten Makelpaare unterscheiden sich von den übrigen dadurch, dass sie auf die Ventralseite übergreifen, wie es in Fig. 3*a*

dargestellt ist. Die Makeln des ersten Paares sind am Seitenrand am breitesten, verschmälern sich gegen die helle Mittellinie, von welcher sie nur durch einen sehr schmalen aber scharfen dunklen Strich geschieden werden, und endigen mit einer kurzen, nach hinten gerichteten Spitze. Die Makeln des zweiten Paares (und dasselbe gilt auch für die folgenden) reichen nicht so weit gegen den hellen Medianstreifen, sie sind von demselben durch einen etwas breiteren dunklen Zwischenraum getrennt. Am kleinsten sind die Makeln des fünften, am größten die des sechsten Paares; letztere sind erheblich länger als breit, während die vorhergehenden quer oder höchstens so lang als breit erscheinen. Das vierte Makelpaar befindet sich wenig weit vor der Gegend der Mundöffnung, das fünfte vor jener der Geschlechtsöffnung. Die Kopfplatte ist nach demselben Typus wie die beiden vorigen Arten gezeichnet, nur dass hier die helle Grundfarbe des Kopfes, die etwas rostfarbig (ferrugineus) erscheint, noch mehr als bei *Bipalium graffi* über die dunkle Zeichnung vorherrscht; ein weiterer Unterschied zu den vorigen Arten ist der, dass die beiden dunklen Makeln auf den Öhrchen durch eine schmale Brücke mit dem dunklen Randstreifen der Kopfplatte in Verbindung stehen.

Die Unterseite ist etwas heller als die Oberseite und mehr bräunlichgelb gefärbt. Die Kriechleiste hebt sich durch ihre hellere Färbung ziemlich scharf ab. Auf der Unterseite der Kopfplatte schimmert die dunkle Zeichnung der Oberseite etwas durch. Die Sinneskante lässt sich als ein schmaler heller Randsaum an der Kopfplatte erkennen.

Die Augen bilden eine dichte Randzone auf der Kopfplatte, und einige zerstreute Augen befinden sich auch auf der Dorsalfläche der Öhrchen; ferner sind in der Halsregion zwei latero-ventrale Haufen von Augen zu erkennen, die ziemlich weit nach hinten reichen.

Die Körperlänge beträgt 70 mm bei einer Maximalbreite des Rumpfes von 4 mm und einer Halsbreite von 2,8 mm; die Kopfplatte erreicht eine Breite von 7,5 mm. Die Mundöffnung ist 35 mm vom Vorderende, die Geschlechtsöffnung 9,5 mm von der Mundöffnung entfernt; die Breite der Kriechleiste beträgt kaum 1 mm. Der Körperdurchschnitt ist dem der vorigen Art ähnlich, nur ist die Rückenfläche etwas stärker gewölbt und die Kriechleiste in die Ventralfläche etwas eingesenkt.

Mit sechs Makelpaaren und einer hellen Medianbinde auf der Dorsalseite war bisher nur *Bipalium sexcinctum* Loman[1] (von Sumatra)

---

[1] Zoologische Ergebnisse einer Reise in Niederländisch Ost-Indien, herausgegeben von Max Weber. Bd. I. 1890—1891. p. 140. Taf. XII, Fig. 2.

bekannt. Nach der Abbildung LOMAN's ist aber diese Art von *Bipalium böhmigi* wesentlich verschieden; namentlich die Zeichnung der Kopfplatte ist ganz anders als bei *Bipalium böhmigi* und die hellen Makelpaare der Rückenseite sind sämmtlich schmal und einander ziemlich gleich, während sie bei *Bipalium böhmigi* in Form und Ausdehnung recht verschieden sind; auch ist in der Beschreibung von *Bipalium sexcinctum* nichts erwähnt von einem Übergreifen der beiden ersten Makelpaare auf die Ventralseite, wie wir es bei *Bipalium böhmigi* vorfinden.

Das einzige Exemplar wurde von A. E. SHIPLEY in Cambridge Herrn Hofrath Dr. L. v. GRAFF eingesandt, mit der Fundortsbezeichnung: Mount Matang 3000 feet, Sarawak (Borneo).

Ich widme diese schöne Art meinem hochgeschätzten Lehrer, Herrn Prof. Dr. LUDW. BÖHMIG in Graz.

Bipalium phebe (?) var. transversefasciatum nov. var.

(Taf. IV, Fig. 4 und 4*a*.)

Dieses *Bipalium* stimmt in manchen wesentlichen Punkten mit *Bipalium phebe* Humbert[1] überein, namentlich in dem Vorhandensein von zwei marginalen dunklen Längsstreifen auf der Dorsalseite. Auch die Augenstellung stimmt mit derjenigen von *phebe*, die für diese Art besonders charakteristisch ist, überein. CLAPARÈDE, der die Augenstellung von *Bipalium phebe* untersucht hat[2], schildert sie folgendermaßen: »Elles (»taches pigmentaires«, so nennt er die Augen) sont réparties en plusieurs groupes. D'abord sur le dos de l'animal on en trouve une multitude sur tout le bord du croissant cephalique (fig. 5). En arrière de ce croissant, c'est-à-dire sur le corps proprement dit du ver, des taches semblables forment de chaque côté de la ligne médiane un champ triangulaire très-allongé. Le petit côté de ce triangle est tourné vers la partie céphalique. Enfin on trouve une petite étendue semée de points noirs en dehors de chacune des grosses raies noires caractéristiques de l'espèce, tout près de l'extrémité de ces raies. Sur la face inférieure du corps de l'animal on trouve également (fig. 6) un champ semé de petites taches noires, soit sur le bord droit, soit sur le bord gauche, immédiatement en arrière de

[1] »Description de quelques espèces nouvelles de Planaires terrestres de Ceylon«. Memoires de la Soc. de Phys. et d'Hist. naturelle de Genève. Tome XVI. Deuxième partie. 1862.

[2] »Observations anatomiques sur le Bipalium Phebe«. Ebenda, im Anschluss an die Arbeit HUMBERT's.

l'étranglement qui sépare le croissant céphalique du reste du corps.« Mit dieser Beschreibung und den beigegebenen Fig. 5 und 6 stimmt die Augenstellung des mir vorliegenden *Bipaliums* vollkommen überein. Nur muss ich bemerken, dass dieses *Bipalium* in so fern von der Fig. 5 (die das Vorderende von *Bipalium phebe* darstellt und von Claparède nach einem Spiritusexemplar gezeichnet wurde) abweicht, als bei ihr die beiden dunklen Streifen der Dorsalseite vom Körperrande ziemlich entfernt erscheinen, während sie bei meinem Exemplar, eben so wie es Humbert beschrieben und in der von ihm nach dem Leben gezeichneten Fig. 3 dargestellt hat, die schwarzen Streifen genau marginal gelegen sind.

Neben diesen wichtigen Übereinstimmungen im Vorhandensein zweier marginalen dunklen Längsstreifen und in der Augenstellung, bestehen aber zwischen dem mir vorliegenden *Bipalium* und der von Humbert als *Bipalium phebe* beschriebenen Form doch auch einige Verschiedenheiten. Vor Allem sei hervorgehoben, dass die marginalen dunklen Längsstreifen schmäler sind als sie Humbert in Fig. 3 gezeichnet hat, und dass sie unmittelbar hinter dem zweiten Körperdrittel nach innen eckig vorspringen, wie ich es auf Taf. IV, Fig. 4 dargestellt habe; in dieser Gegend ist nun eine ziemlich breite, in der Medianlinie aber unterbrochene, rostrothe (ferrugineus) Querbinde vorhanden. Ferner kann ich auf der Kopfplatte (die allerdings am Rande ziemlich beschädigt, doch aber größtentheils erhalten ist) nichts von der Zeichnung, die Humbert in Fig. 3 und Claparède in Fig. 5 darstellt, erkennen. Auch ist die Rückenseite nicht lebhaft citronenfarbig, wie sie Humbert bei *Bipalium phebe* beschreibt, sondern honigfarbig (melleus).

In Bezug auf die Lage von Mund- und Geschlechtsöffnung bestehen zwischen dem vorliegenden *Bipalium* und *Bipalium phebe* Humbert nur geringe Differenzen. Bei dem ersteren liegt die Mundöffnung 18,5 mm hinter dem Vorderende bei einer Körperlänge von 33 mm; sie befindet sich also etwas hinter der Körpermitte; die Geschlechtsöffnung liegt 6,5 mm hinter der Mundöffnung und 8 mm vor dem Hinterende, also nur sehr wenig vor der Mitte zwischen diesen beiden Punkten. Bei *Bipalium phebe* soll nach Claparède die Mundöffnung »située environ au milieu de la longueur de l'animal« sein und die Geschlechtsöffnung »placé en arrière de la bouche à peu près aux deux cinquièmes de la distance qui sépare celle-ci de l'extrémité posterieure«. Erwähnt sei noch, dass das vorliegende *Bipalium*, welches nur 33 mm lang ist, in Xylol den Kopulations-

apparat deutlich durchschimmern lässt; HUMBERT giebt als Länge seines *Bipalium phebe* 80—90 mm an.

Da das vorliegende *Bipalium* mit *Bipalium phebe* Humbert in zwei für das letztere so charakteristischen Merkmalen, wie die Augenstellung und das Vorhandensein zweier marginalen dunklen Dorsalstreifen, übereinstimmt, so bin ich, trotz der oben erwähnten Unterschiede in der Zeichnung, so lange sich nicht diese an der Hand eines größeren Materials als konstant erweisen, geneigt, diese beiden Formen als Varietäten einer einzigen Art anzusehen; denn wir haben ausgezeichnete Beispiele für die Variabilität der Körperzeichnung von Bipaliiden. Ich erinnere nur an *Bipalium ephippium* Loman. Durch einen Blick auf die von LOMAN dargestellten Figuren dieser Art[1] erhält man eine Idee von der großen Variabilität der Rückenzeichnung dieser Species. Ich habe daher das mir vorliegende *Bipalium* einstweilen als fragliche Varietät von *phebe* angeführt, die den Namen *transversefasciatum* führen mag. Es wäre sehr interessant gewesen, einen Vergleich des Kopulationsapparates von dieser Form mit jenem vom typischen *phebe* anzustellen; doch standen mir von dem letzteren keine Exemplare zur Verfügung. CLAPARÈDE hat zwar die Kopulationsorgane von *Bipalium phebe* aus dem Körper herauspräparirt und abgebildet[2], doch ist diese Darstellung zu einem genauen Vergleich unzulänglich; dazu ist unbedingt die Anwendung der Schnittmethode erforderlich.

In Bezug auf *Bipalium phebe* (?) var. *transversefasciatum* muss ich noch erwähnen, dass die Ventralseite, eben so wie die Dorsalseite, honigfarbig ist, jedoch mit einem mehr grauen Ton; die 1 mm breite Kriechleiste hebt sich durch ihre hellere Färbung ab. Die größte Breite des Rumpfes finden wir in der Gegend der Geschlechtsorgane, sie beträgt da 5 mm. Über die Form der Kopfplatte kann ich nichts Sicheres mittheilen, da diese letztere bei meinem Exemplar defekt ist; doch dürfte sie, nach der erhalten gebliebenen Partie zu beurtheilen, die in Fig. 4 auf Taf. IV durch einen einfachen Kontour dargestellte Form besitzen. Im Querschnitt erscheint der Körper sehr flach, die Rückenseite sehr schwach gewölbt, die Ventralseite in der Mitte eben, an den Seiten etwas konkav; die Seitenränder des Körpers sind ziemlich scharf kantig (Taf. IV, Fig. 4*a*).

---

[1] Zoologische Ergebnisse einer Reise nach Niederländisch Ost-Indien, herausgegeben von WEBER. Bd. I. Taf. XII, Fig. 1—1*d*.

[2] »Observations anatomiques sur le *Bipalium phebe* Humb.« l. c. Fig. 8 u. 9.

Fundort: Perak, Gunong Inas, 1000 feet (Malay Peninsula). Eigenthum des British Museum.

Bipalium megacephalum nov. spec.

(Taf. IV, Fig. 5 und 5*a*.)

Ziemlich langgestreckt, nach vorn sehr wenig, nach hinten etwas stärker verjüngt. Kopfplatte im Verhältnis zum Körper sehr groß, mit ansehnlichen, etwas nach hinten gebogenen Öhrchen.

Oberseite hellgrau, auf der vorderen Körperhälfte mit einer Anzahl von paarweise gruppirten, weißen Makeln. Das erste Paar befindet sich in der Halsregion unmittelbar hinter der Basis der Kopfplatte und besteht aus zwei ovalen, verschwommen begrenzten und nur undeutlich von einander geschiedenen Makeln. Die beiden Makeln des zweiten Paares, welches knapp hinter dem ersten gelegen ist, hängen vorn mit einander zusammen, nach hinten sind sie aber deutlich getrennt; sie werden, eben so wie die folgenden, von einem dunklen Saum umgeben und dadurch schärfer begrenzt; ihre Form ist ungefähr dreieckig, mit nach hinten gerichteter ausgezogener Spitze. An der Innenseite der beiden Makeln des zweiten Paares beginnen zwei schmale dunkle Linien, die nach hinten ziehen, die Makeln des dritten und vierten Paares an der Innenseite begrenzen und dann aufhören. Die Makeln des dritten Paares sind dreieckig, kleiner als die des zweiten; die des vierten Paares sind länglich, nach vorn etwas verschmälert. Das fünfte Paar befindet sich ungefähr in der Körpermitte, etwas vor der Gegend der Mundöffnung und besteht aus zwei kleinen viereckigen Makeln. Auf der hinteren Körpermitte befinden sich zwei weiße Längsbinden, die eine Strecke weit hinter dem letzten Makelpaar beginnend fast bis zur Schwanzspitze ziehen und sich nach hinten allmählich verschmälern; sie werden, eben so wie die hellen Makeln, von einem dunklen Saum umgeben. Auf der Kopfplatte finden wir einen medianen, dunklen »Keilfleck« und jederseits am Innenrande der Öhrchen eine große dunkle Makel; der Rand der Kopfplatte erscheint durch die daselbst vorhandene Augenzone angedunkelt.

So erscheint die Oberseite bei dem mir vorliegenden Exemplar gezeichnet. Zu bemerken ist aber, dass bei diesen fast das ganze Epithel der Oberseite zu fehlen scheint; nur hier und dort sind einige Fetzen vorhanden, die ich für die Reste des Epithels halte und an diesen Stellen erscheint die Oberseite dunkler gefärbt.

Die Unterseite ist hell strohgelb (stramineus) mit eben so ge-

färbter Kriechleiste; nur die Übergangsstelle der Kopfplatte in die Halsregion ist dunkel gefärbt.

Die Augen bilden eine bereits erwähnte, dunkel erscheinende Kopfrandzone, wobei aber einzelne Augen auch weiter nach innen, auf der Dorsalfläche der Öhrchen zerstreut, liegen. Ferner finden wir an der Halsregion zwei laterale, aus dicht gedrängten Augen bestehende »Halsflecken«, die etwas auf die dorsale und ventrale Körperfläche übergreifen.

Die Körperlänge beträgt 26 mm, bei einer Maximalbreite des Rumpfes (ungefähr in der Körpermitte) von 2,8 mm; Breite der Kopfplatte 5,5 mm, des Halses 2 mm, der Kriechleiste 0,7 mm. Die Distanz der Mundöffnung vom Vorderende beträgt 14 mm; eine Geschlechtsöffnung ist nicht vorhanden und von den Kopulationsorganen ist an der angefertigten Schnittserie nichts zu erkennen. Im Querschnitt erscheint der Körper dorsal stark gewölbt, ventral viel flacher, mit deutlich vorspringender Kriechleiste; die Seiten des Körpers sind breit abgerundet.

Fundort: Kwala Aring, Kelantan (Malay Peninsula). Gesammelt im September 1899. Eigenthum des British Museum.

Bipalium penzigi nov. spec.

(Taf. IV, Fig. 6, 6*a* und 6*b*.)

Von verhältnismäßig kurzer und gedrungener Gestalt; in der vorderen Körperhälfte am breitesten, von da an nach vorn stärker, nach hinten schwächer verengt, mit ziemlich breit abgerundetem Hinterende; Kopfplatte nur sehr wenig breiter als der Hals, von diesem aber doch deutlich abgesetzt.

Oberseite dunkel ziegelfarbig (latericius), mit einem hellen medianen, ziemlich breiten Streifen, der an der Kopfbasis endigt, und zwei schmalen, hellen, schwarz gesäumten Querbinden, von welchen die eine unmittelbar hinter dem ersten, die andere unmittelbar hinter dem zweiten Körperdrittel gelegen ist. Außerdem finden wir hinter jeder Querbinde ein Paar von hellen quergestreckten Flecken, die gegen den Medianstreifen verschmälert und verkürzt sind; sie werden nicht wie die beiden Querbinden von einem dunklen Saum umgeben und treten daher weniger scharf hervor.

Die Ventralseite ist haselfarbig mit einem Stich ins Fleischfarbige (incarnatus). Die Unterseite der Kopfplatte ist eben so gefärbt, nur etwas heller; noch heller, fast weiß, erscheint der äußerste Rand der Kopfplatte, die Sinneskante, die bei dem konservirten

Exemplar nur von unten zu sehen ist. Die Kriechleiste ist weißlich.

Die Augen sind über die ganze Kopfplatte vertheilt, in der Nähe des Randes am dichtesten; ferner ist in der Halsregion sowohl dorsal als ventral jederseits ein Haufen von Augen vorhanden. Die beiden dorsalen Haufen reichen weiter nach innen als die ventralen, sie erstrecken sich fast bis zum medianen Längsstreifen. Dieses Verhalten erinnert etwas an *Bipalium phebe*, wo wir ebenfalls in der Halsregion zwei dorsale Augenhaufen haben, die bis in die nächste Nähe der Medianlinie reichen.

Die Körperlänge des mir vorliegenden Exemplars beträgt 13 mm bei einer Maximalbreite (in der vorderen Körperhälfte) von 3,5 mm. Die Kopfplatte ist 2,2 mm, die Kriechleiste 1 mm breit. Die Mundöffnung befindet sich 6 mm hinter dem Vorderende, die Geschlechtsöffnung 2,5 mm hinter der Mundöffnung. Der Körperquerschnitt erscheint oben mäßig gewölbt, unten fast eben mit deutlich vorspringender Kriechleiste, die Seiten sind ziemlich abgerundet.

Diese Art ist durch ihre Rückenzeichnung sehr charakteristisch, und man könnte sie von den bekannten Formen höchstens noch mit *Bipalium weberi* Loman [1] vergleichen. Dieses ist auch ziemlich gedrungen, besitzt einen breiten helleren Medianstreifen und zwei schmale Querbinden am Rücken; doch ist nach der Loman'schen Abbildung von *Bipalium weberi* die Kopfplatte erheblich breiter, von derselben Farbe wie der Medianstreifen, ferner fehlen hinter den Querbinden die hellen Querfleckenpaare, wie wir sie bei *Bipalium penzigi* vorfinden. Dann sollen bei *Bipalium weberi* die Querbänder »dem Längsstreifen mit breiter Basis aufsitzen«, während sie bei *Bipalium penzigi* sich gegen den medianen Längsstreifen sogar etwas verschmälern.

Ich habe diese Art nach O. Penzig benannt, der sie im Jahre 1897 in Buitenzorg auf Java gesammelt hat. Sie gehört dem Museo civico di storia naturale in Genova und wurde von Herrn Dr. R. Gestro Herrn Hofrath v. Graff zur Bearbeitung zugeschickt.

Anatomie und Histologie der Kopulationsorgane.

I. Lage und allgemeine Größenverhältnisse des Kopulationsapparates.

Der Kopulationsapparat der von mir untersuchten Formen liegt in größerer oder geringerer Entfernung hinter der Körpermitte. Nach

[1] Zoolog. Ergebnisse etc. p. 141. Taf. XII, Fig. 6.

den mir vorliegenden Exemplaren beträgt diese Entfernung nur $^1/_{20}$ von der Gesammtlänge des Körpers bei *Bipalium graffi*[1], $^1/_{14}$ bei *Bipalium virile*, $^1/_{12}$ bei *Bipalium penzigi*, $^1/_9$ bei *Bipalium böhmigi* und $^1/_7$ bei *Bipalium robiginosum*. Eben so ist die relative Distanz zwischen dem Kopulations- und Pharyngealapparat für die einzelnen Arten verschieden; sie beträgt für *Bipalium böhmigi* $^1/_{18}$, für *Bipalium robiginosum* $^1/_{21}$, für *Bipalium graffi* $^1/_{30}$ und für *Bipalium penzigi* nur $^1/_{43}$ der Körperlänge; am meisten reducirt ist sie aber bei *Bipalium virile*, wo das Vorderende des Kopulationsapparates fast an die Pharyngealtasche anstößt und von derselben nur durch eine dünne Wand getrennt wird (Taf. V, Fig. 1)[2].

In Bezug auf die relative Länge des Kopulationsapparates bei den einzelnen Arten wäre zu erwähnen, dass dieselbe am größten bei *Bipalium virile* und *robiginosum* ist; sie beträgt hier nämlich $^1/_{10}$ der Körperlänge. Etwas geringer ist sie bei *Bipalium penzigi* ($^1/_{13}$ der Körperlänge) und *graffi* ($^1/_{17}$ der Körperlänge), und am geringsten bei *Bipalium böhmigi* ($^1/_{29}$ der Körperlänge).

Was die allgemeine Form des Kopulationsapparates betrifft, so finden wir, dass derselbe bei *Bipalium virile* und *graffi* in der Richtung der Längsachse des Körpers gestreckt erscheint; bei den übrigen Arten, und zwar hauptsächlich bei *Bipalium penzigi* ist er verhältnismäßig kürzer, das männliche und das weibliche Kopulationsorgan sind hier gewissermaßen zusammengeschoben.

Am meisten gegen die Dorsalfläche des Körpers erstreckt sich der Kopulationsapparat von *Bipalium böhmigi* und *virile*; am wenigsten jener von *Bipalium penzigi*.

II. Atrium commune.

Die Geschlechtsöffnung führt entweder direkt (*Bipalium robiginosum*, Taf. VI, Fig. 4 *g*; *Bipalium graffi*, Taf. V, Fig. 3 *g*; *Bipalium böhmigi*, Textfig. 1 *g*) oder durch einen längeren oder kürzeren »Geschlechtskanal« (*Bipalium virile*, Taf. V, Fig. 1 *gc* und *Bipalium penzigi*, Taf. VI, Fig. 2 *gc*) in das Atrium commune (*ac*), welches in Folge starker Entwicklung des muskulösen Genitalwulstes mehr oder

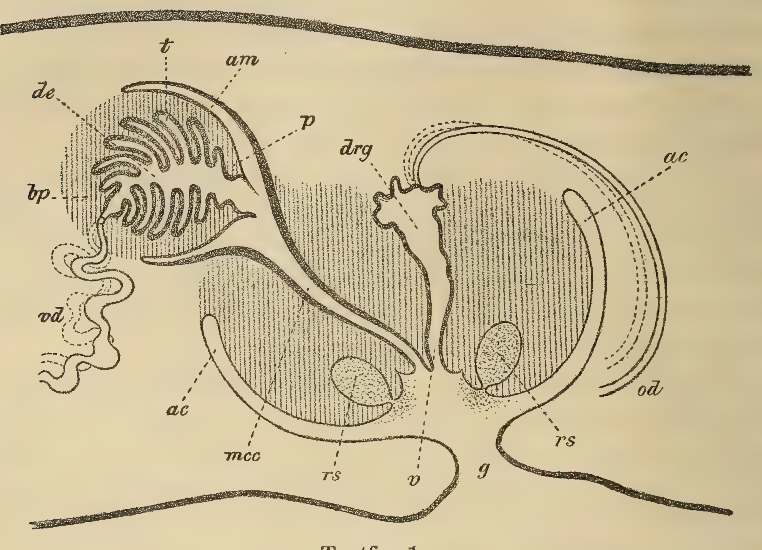
---

[1] Diese und die nachfolgenden Zahlenangaben sind für *Bipalium graffi* nur dann streng richtig, wenn seine Körperlänge in der That 90 mm beträgt (siehe oben die Beschreibung von *Bipalium graffi*).

[2] Ein ähnliches Verhalten zeigt auch *Bipalium haberlandti* (v. Graff, Turbell. II, p. 212, Textfig. 60).

weniger reducirt erscheint; am meisten ist die Reduktion bei *Bipalium virile* und *penzigi* gediehen.

Das Atrium commune wird bei *Bipalium robiginosum* von einem Plattenepithel ausgekleidet, welches auf der ventralen Wand des Atriums dicht bewimpert ist. *Bipalium graffi* und *böhmigi* besitzen an der ventralen Atriumwand ein außerordentlich flaches Flimmer-



Textfig. 1.

Kopulationsapparat von *Bipalium böhmigi*, nach einer Sagittalschnittserie rekonstruirt. Vergr. 25. *ac*, Atrium commune; *am*, Atrium masculinum; *bp*, Bulbus penis; *de*, Ductus ejaculatorius; *drg*, Drüsengang; *g*, Geschlechtsöffnung; *mcc*, männlicher Kopulationskanal; *od*, Oviducte (von denen der rechte mit gestricheltem Kontour eingezeichnet ist); *rs*, Sekretreservoire, die in das Atrium commune einmünden; *t*, taschenförmige Ausstülpungen des Ductus ejaculatorius; *v*, Vagina; *vd*, Vasa deferentia (jenes der rechten Seite gestrichelt). (Die Ausmündungsstelle der Vagina in das Atrium commune ist hier der Deutlichkeit halber unmittelbar hinter der Ausmündungsstelle des männlichen Kopulationskanals gezeichnet worden; in der That befinden sich aber diese beiden Mündungen bei dem mir vorliegenden Exemplar von *Bipalium böhmigi* nicht hinter einander, sondern neben einander.)

epithel, welches bei der letztgenannten Form gegen die Geschlechtsöffnung allmählich höher wird; auf der dorsalen Seite hat sich das Epithel bei *Bipalium graffi* losgelöst und ist nur noch in einzelnen Stücken im Atrium vorhanden; nach diesen zu beurtheilen stellt das dorsale Atriumepithel eine sehr dünne, cilienlose Zellschicht dar, was auch bei *Bipalium böhmigi* der Fall zu sein scheint. *Bipalium penzigi* und wahrscheinlich auch *virile* besitzen im Geschlechtskanal, eben so wie an der Kriechleiste, ein eingesenktes Epithel mit deutlichen Cilien; im kleinen Atrium commune habe ich bei diesen beiden Formen keine epitheliale Auskleidung mit Sicherheit auffinden können.

Drüsen, die in das Atrium commune, resp. in den Geschlechtskanal einmünden, habe ich mit Ausnahme von *Bipalium robiginosum* bei allen übrigen Formen angetroffen.

Bei *Bipalium penzigi* ergießen sich in den Geschlechtskanal, und zwar hauptsächlich in seine obere Hälfte cyanophile, im Mesenchym gelegene Drüsen (Taf. VI, Fig. 2 *cy.dr*), die ein feinkörniges Sekret liefern. An der ventralen Wand des Atrium commune münden dicht gedrängt die Ausführungsgänge von erythrophilen Drüsen (*e.dr'*), deren Sekret an der Ausmündungsstelle zu fast homogenen Stäbchen geformt erscheint; die im Mesenchym befindlichen Sekretzüge sind aber deutlich körnig. Mit Hämatoxylin-Eosin nehmen diese erythrophilen Drüsen eine intensiv rothe Farbe an; bei Behandlung mit VAN GIESON'scher Flüssigkeit sind sie gelb.

In den Geschlechtskanal von *Bipalium virile* münden eben so wie bei der vorigen Species cyanophile Drüsen (Taf. V, Fig. 1 *cy.dr*), deren Ausführungsgänge aber (wenigstens bei dem mir vorliegenden Exemplar) gerade im unteren Theile des Geschlechtskanals am meisten gehäuft sind. Das Sekret ist feinkörnig; doch erscheint es am Ende der Ausführungsgänge meist zu länglichen oder kugeligen, fast homogenen Ballen zusammengepackt. Auf der ventralen Seite des Atriums münden ebenfalls cyanophile Drüsen aus, jedoch viel spärlicher als im Geschlechtskanal.

Eigenthümliche Verhältnisse in Bezug auf die Atriumdrüsen zeigen *Bipalium graffi* und *böhmigi*.

Bei der erstgenannten Form finden wir im ventralen Theil des muskulösen Genitalwulstes parallelfaserige, äußerst feine Körnchen enthaltende Gewebszüge, die sich zwischen den Muskelfasern des Genitalwulstes hindurchzwängen, um sich schließlich zu kugelförmigen Gebilden aufzuknäueln. Im Ganzen habe ich elf solcher kugelförmiger Gebilde gezählt; sie sind kranzförmig um die beiden einander sehr genäherten Endtheile des männlichen und weiblichen Kopulationskanals angeordnet. In Fig. 3, Taf. V sind zwei dieser kugelförmigen Gebilde zu sehen (*rs*) und in Fig. 1, Taf. VI ist eines stärker vergrößert dargestellt. Die meisten haben einen Durchmesser von ca. 200 μ. Im Centrum enthalten sie einen kleinen Hohlraum, der, wie ich wenigstens in zwei Fällen sicher gesehen habe, durch einen engen Spalt in das Atrium commune einmündet (Taf. VI, Fig. 1 *sp*). Die erwähnten sehr feinen Körnchen sind namentlich in den kugelförmigen Gebilden angehäuft und in einem Falle habe ich sie frei im Atrium

commune, unmittelbar an der Ausmündungsstelle des eben genannten engen Spaltes angetroffen.

Aus allen diesen Umständen geht, wie ich glaube, deutlich hervor, dass wir es in den kugelförmigen Gebilden von *Bipalium graffi* gewissermaßen mit Sekretreservoirs zu thun haben, welche sich unter dem Druck der sie umgebenden Muskelfasern des Genitalwulstes in das Atrium commune entleeren. Ob der Spalt, der diese Sekretreservoirs mit dem Atrium commune in Kommunikation setzt, präformirt ist oder aber bei der Entleerung des Sekretes einfach durch ein Zerreißen der dorsalen Atriumwand entsteht, habe ich mit Sicherheit nicht entscheiden können; das Letztere scheint mir aber wahrscheinlicher. Die parallelfaserigen Gewebszüge, die zu den Sekretreservoirs hinziehen, wird man wohl als die Drüsenausführungsgänge in Anspruch nehmen können, um so mehr als in diesen Gewebszügen keine Kerne zu sehen sind. Wo die Drüsen selbst liegen, kann ich nicht mittheilen; die erwähnten zu den Sekretreservoirs ziehenden Gewebszüge kann man nur bis an die Peripherie des Genitalwulstes verfolgen, wo sie sich allmählich im dichten Muskelgeflecht verlieren.

Ganz ähnliche Verhältnisse finden wir bei *Bipalium böhmigi*. Wir sehen auch hier rings um die unmittelbar neben einander befindlichen Endtheile des männlichen und weiblichen Kopulationskanals, und zwar in geringerer Entfernung als bei *Bipalium graffi*, Sekretreservoirs, die ihren Inhalt in das Atrium commune ergießen (Textfig. 1 *rs*). Da bei dieser Art die Sekretreservoirs sich gegenseitig berühren, so platten sie sich etwas ab und besitzen daher nicht die ziemlich regelmäßig kugelförmige Gestalt wie bei *Bipalium graffi*. In der mir vorliegenden Schnittserie sind sie reichlich mit Sekret erfüllt und im Atrium commune ist entleertes Sekret vorhanden. Dieses ist feinkörnig und färbt sich mit Hämatoxylin-Eosin rosaroth, bei Behandlung mit VAN GIESON'scher Flüssigkeit nimmt es eine gelbliche Färbung an; es zeigt somit dieselben Farbenreaktionen wie das Sekret der später zu beschreibenden, in den Ductus ejaculatorius ausmündenden Drüsen des männlichen Kopulationsorgans[1]. Die das Sekret liefernden Drüsen scheinen hauptsächlich außerhalb des Genitalwulstes im Körpermesenchym und zwar hinter den Kopulationsorganen,

[1] Bezüglich des Sekretes, welches sich in den Reservoirs von *Bipalium graffi* vorfindet, sei hier nachträglich mitgetheilt, dass es keine distinkten Farbenreaktionen erkennen lässt, was vielleicht mit seiner außerordentlich feinkörnigen Beschaffenheit zusammenhängt.

dorsal vom Darm, gelegen zu sein. (In der schematischen Textfig. 1 sind sie nicht eingezeichnet.)

III. Weiblicher Apparat.

Eine scharfe Scheidung von »Drüsengang« und »Vagina« habe ich nur bei *Bipalium virile* wahrgenommen (Taf. V, Fig. 1 *drg* und *v*). Hier stellt die Vagina (oder der »weibliche Kopulationskanal«) einen engen von einer mächtigen Muskulatur umgebenen Gang[1] dar, während der sackartig ausgeweitete Drüsengang außerhalb dieser Muskelmasse gelegen ist[2]. Bei *Bipalium robiginosum, graffi* und *böhmigi* geht dagegen der Drüsengang sowohl in Bezug auf seine Breite als auch auf die in denselben einmündenden Drüsen ganz allmählich in die engere, drüsenfreie Vagina über; eine scharfe Grenze zwischen diesen beiden Theilen ist nicht vorhanden (vgl. Taf. VI, Fig. 4, Taf. V, Fig. 3 und Textfig. 1 *drg* und *v*). Bei *Bipalium penzigi* endlich besteht der weibliche Kopulationsapparat eigentlich nur aus einem von einer mächtigen Muskulatur umgebenen) Drüsengange (Taf. VI, Fig. 2 *drg*).

Bei *Bipalium virile* wird der Drüsengang von einem hohen, cilientragenden Cylinderepithel, mit basal gelegenen Kernen, ausgekleidet; die Vagina besitzt dagegen (wenigstens in ihrem unteren, in meiner Schnittserie intakt gebliebenen Theil) ein viel niedrigeres, scheinbar cilienloses Epithel. *Bipalium böhmigi, graffi* und *robiginosum* zeigen keinen wesentlichen Unterschied zwischen dem Epithel des Drüsenganges und der Vagina; dieses stellt ein hohes Cylinderepithel dar, welches bei *Bipalium graffi* und *robiginosum* überall ein deutliches Cilienkleid besitzt, während bei dem mir vorliegenden Exemplar von *Bipalium böhmigi* nur stellenweise schlecht erhaltene Cilien zu erkennen sind. Bei *Bipalium robiginosum* ist sehr schön zu sehen, wie das Epithel des Drüsenganges durch die hier ausmündenden Drüsen modificirt wird. Die austretenden Sekretballen drücken näm-

[1] Ich habe diesen Gang allerdings nur in seinem unteren Theil, der sich mit dem männlichen Kopulationskanal verbindet, gesehen, denn die Schnitte, die seinen oberen, in den Drüsengang einmündenden Theil enthielten, wurden bei der Färbung stark verletzt. Es lässt sich jedoch an dem Verlauf der Muskelfasern in den folgenden Schnitten erkennen, dass die Vagina in ihrem oberen Theile, eben so wie im unteren, einen engen Kanal darstellt.

[2] Ein ähnliches Verhalten finden wir unter den bisher anatomisch bekannten Bipaliiden nur noch bei *Bipalium ephippium*, bei dem ebenfalls der Drüsengang außerhalb der die Vagina umgebenden Muskulatur sich befindet (v. Graff, Turbell. II, p. 215, Textfig. 62 *drg*).

lich die Epithelzellen so zusammen, dass diese ein dünnes Netzwerk darstellen, durch dessen 4—5 μ breite Maschenräume das Sekret in den Drüsengang sich ergießt. Wie wir später sehen werden, zeigt eine ganz ähnliche Erscheinung das Epithel des Ductus ejaculatorius dieser Species.

In Bezug auf die Muskulatur des weiblichen Kopulationsapparates können wir *Bipalium penzigi* und *virile* einerseits von *Bipalium graffi*, *böhmigi* und *robiginosum* andererseits ziemlich scharf unterscheiden.

Betrachten wir den weiblichen Kopulationsapparat von *Bipalium penzigi* (Taf. VI, Fig. 2), so finden wir eine große, kompakte, gegen das Körpermesenchym scharf begrenzte, bulbusähnliche Muskelmasse, in welche der Drüsengang vollkommen eingeschlossen ist. Der Hauptsache nach besteht diese Muskelmasse aus longitudinalen, zu Bündeln vereinigten, dicken Fasern (*wlm*), welche die äußere Muskulatur des weiblichen Begattungsapparates darstellen. Die Faserbündel heften sich theils an die dorsale, theils an die ventrale Atriumwand an und umkreisen das obere Ende des Drüsenganges; einige und zwar die mehr nach innen gelegenen, inseriren aber an die innere Muskulatur des Drüsenganges, einer 36 μ dicken, aus sehr feinen Ringfasern bestehenden Muskelschicht (*wrm*).

Diese Anordnung der Muskulatur erscheint für den Kopulationsakt sehr zweckmäßig. Bei einer Kontraktion der den Drüsengang umkreisenden Fasern wird dieser letztere gegen die Geschlechtsöffnung gedrückt und zugleich durch Kontraktion jener Fasern, die sich an seine Ringmuscularis anheften, etwas erweitert. Es kann nun der Penis leicht in den Drüsengang eindringen, worauf er, durch Kontraktion der Ringmuscularis, in demselben festgehalten werden kann. Die den Drüsengang umkreisenden Fasern werden auch eine wichtige Rolle bei der Hinausbeförderung der Kokons spielen.

Bei *Bipalium virile*, wo wir den Drüsengang deutlich von der Vagina abgrenzen können, ist, wie schon oben erwähnt, nur die letztere von der Muskelmasse des weiblichen Kopulationsapparates umgeben. Es liegt also hier ein wesentlich verschiedenes Verhalten gegenüber *Bipalium penzigi* vor, bei welchem, wie wir gesehen haben, der ganze Drüsengang in die Muskulatur des weiblichen Kopulationsapparates eingeschlossen ist. In der Anordnung und Verlauf der Muskelfasern hingegen besteht eine große Übereinstimmung mit *Bipalium penzigi.* Wir finden nämlich auch hier eine kompakte, gegen das Körpermesenchym ziemlich scharf abgegrenzte Muskelmasse, deren

äußere Partie aus longitudinalen, die innere aus Ringfasern besteht (Taf. V, Fig. 1 *wlm*, *wrm*); nur verflechten sich hier sämmtliche Longitudinalfasern mit der Ringmuscularis, ohne dass ein Theil derselben, wie bei *Bipalium penzigi*, den Drüsengang oben umkreisen würde.

Ganz andere Verhältnisse als die zwei eben besprochenen Arten bieten uns *Bipalium graffi*, *böhmigi* und *robiginosum* dar. Bei diesen Formen werden Drüsengang und Vagina von dem lockeren Muskelgeflecht des muskulösen Genitalwulstes umgeben, welches aus isolirten, nicht zu Bündeln vereinigten Fasern zusammengesetzt ist, und sich nicht scharf gegen das Körpermesenchym abhebt. Bei *Bipalium graffi*, und weniger deutlich bei *robiginosum*, verdichtet sich dieses lockere Muskelgeflecht des Genitalwulstes in der Nähe der dorsalen Wand des Atrium commune zu einem kompakteren Filzwerk, welches schon bei schwacher Vergrößerung durch seine dunkle Färbung hervortritt. Eine innere Ringmuskulatur des weiblichen Begattungsapparates, wie sie uns bei *Bipalium penzigi* und *virile* in mächtiger Entwicklung entgegentritt, ist bei *Bipalium robiginosum*, *böhmigi* und *graffi* nicht vorhanden; nur bei dem letzteren habe ich an der Vagina einige zarte, jedoch sehr spärliche Ringfasern wahrgenommen.

Im muskulösen Genitalwulste von *Bipalium graffi* ist längs der ganzen dorsalen Wand des Atrium commune eine ziemlich breite, helle Zone zu sehen (Taf. V, Fig. 3 und Taf. VI, Fig. 1 *b*), in welcher man bei starker Vergrößerung außerordentlich feine parallel zur dorsalen Wand des Atriums verlaufende Fasern erkennt. Bei Behandlung nach der van Gieson'schen Methode nimmt diese helle Zone einen röthlichen Farbton an, was dafür spricht, dass es sich hier um eine Art Bindegewebe handelt, und nicht etwa um eine Schicht von feinen longitudinalen Muskelfasern, wie man vielleicht vermuthen könnte. Die kontraktilen Elemente des Muskelfilzes (Taf. VI, Fig. 1 *m*), der sich oberhalb dieser Bindegewebszone (*b*) vorfindet, dringen in dieselbe ein, durchqueren sie, wobei sie sich größtentheils verzweigen; auf der ventralen Seite der Bindegewebszone vereinigen sich wieder die Muskelverzweigungen zu dickeren Fasern (*e*), die kurz darauf enden. Diese Endtheile der Muskelfasern inseriren an eine feine Membran (*bm*), die vielleicht als Basalmembran des dorsalen Atriumepithels aufzufassen ist; 3,6 μ über dieser Membran ist ein zweiter Kontour (*kv*) zu erkennen, welcher dadurch hervorgerufen zu sein scheint, dass sich die Endstücke der Muskelfasern an dieser Stelle knötchenartig verdicken.

Über die physiologische Bedeutung dieser ganzen Erscheinung kann ich nur eine Muthmaßung äußern, dass nämlich die helle bindegewebige Zone eine Art Sehne darstellt, die für die Muskelfasern des Genitalwulstes einen soliden Stützpunkt liefert und zugleich dieselben zusammenhält.

Eine ähnliche bindegewebige Schicht ist auch in der dorsalen Wandung des Atrium commune von *Bipalium virile* (Taf. V, Fig. 1 *b*) und *penzigi* (Taf. VI, Fig. 2 *b*) zu erkennen; jedoch scheint hier nur ein Theil der über dieser Bindegewebsschicht befindlichen Muskelfasern in dieselbe einzudringen.

Bei allen Formen habe ich erythrophile Drüsen (*e.dr.*), die ihr Sekret in den Drüsengang entleeren, aufgefunden. Das Sekret ist zu unregelmäßigen Klumpen zusammengepackt und besteht aus feinen Körnchen; es färbt sich mit Hämatoxylin-Eosin intensiv roth; bei Behandlung mit van Gieson'scher Flüssigkeit erscheint es gelb. Die Drüsen liegen im Mesenchym, hauptsächlich hinter dem Kopulationsapparat, dorsal vom Darm und bei *Bipalium robiginosum* auch ventral von diesem (vgl. die Abbildungen der Kopulationsapparate *e.dr*).

Die Ausführungsgänge dieser Drüsen enthalten bei dem mir vorliegenden Exemplar von *Bipalium penzigi* nur sehr wenig Sekret oder sie sind ganz leer. Im letzteren Falle gewähren sie den Eindruck von zarten, hellen Streifen, welche die kompakte Muskelmasse des weiblichen Kopulationsapparates durchqueren. Moseley[1] hat diese hellen Streifen bei *Bipalium diana* beobachtet und gesteht (p. 141), dass er sie zuerst für Nerven gehalten hat; doch sei er später zu der Überzeugung gekommen, dass es sich um »Schalendrüsen« handelt, wie sie Keferstein für *Leptoplana tremellaris* beschrieben hat. Er fügt dann hinzu: »It may be that this shell-gland, so highly developed in *Leptoplana*, is here rudimentary and nearly functionsless, or possibly it may be in a more active condition at a different period of the year from that at which I gathered my specimens of *Bipalium.*« Die erstgenannte Möglichkeit scheint mir aber ausgeschlossen, es ist doch viel wahrscheinlicher, dass die Drüsen zeitweise secerniren und dann werden die Ausführungsgänge derselben mit Sekret erfüllt sein; sonst aber werden sie nur sehr wenig Sekret

[1] »On the Anatomy and Histology of the Land-Planarians of Ceylon, with some Account of their Habits, and a Description of two new Species, and with Notes on the Anatomy of some European Aquatic Species.« Phil. Trans. Royal-Society. 1874. p. 105—171. Taf. X—XV.

enthalten oder ganz desselben entbehren, und dann als feine, oft schwer sichtbare Streifen uns entgegentreten.

Bipalium robiginosum besitzt neben den erythrophilen Drüsen auch cyanophile (Taf. VI, Fig. 4 *cy.dr*), die ebenfalls in den Drüsengang einmünden; sie liegen eben so wie die erythrophilen Drüsen, hauptsächlich hinter den Kopulationsorganen, dorsal und ventral vom Darm. Ihr Sekret ist feinkörnig und zu unregelmäßigen Klumpen zusammengehäuft.

Der Drüsengang von *Bipalium graffi* empfängt neben dem erythrophilen ebenfalls cyanophiles Drüsensekret; doch stammt dieses nicht wie bei *Bipalium robiginosum* von Drüsen die im Mesenchym gelegen sind, sondern von einem Theil der Epithelzellen des Drüsenganges, die mithin eine sekretorische Funktion aquirirt haben. Der basale, vom Lumen des Drüsenganges abgewandte Theil dieser cyanophilen Epitheldrüsenzellen ist bauchig angeschwollen und liegt manchmal nicht mehr zwischen den übrigen Epithelzellen, sondern ist etwas in das Mesenchym, welches an die Epithelschicht des Drüsenganges angrenzt, hineingerückt.

Bei *Bipalium virile* habe ich im Drüsengange neben dem erythrophilen auch blau tingirtes Sekret beobachtet, welches wahrscheinlich, so wie bei der vorigen Art, von Epithelzellen des Drüsenganges producirt wird.

Die von einem kubischen Flimmerepithel ausgekleideten Oviducte (*od*) verlaufen dorsal und seitlich von den beiden Längsnervenstämmen und biegen in der Gegend der Geschlechtsöffnung nach oben und innen, um von der Seite und von hinten her in den dorsalen Theil des Drüsenganges neben einander einzumünden.

Bei *Bipalium graffi* und noch mehr bei *penzigi* ist das Epithel der Oviducte auf der Ventralseite höher als auf der Dorsalseite. Bei der erstgenannten Form beträgt in der Gegend des Pharynx die Dicke des Epithels ventral 13 μ, dorsal 10,8 μ; bei *Bipalium penzigi* ventral 11 μ, dorsal nur 4,5 μ. Das Epithel der ventralen Seite von *Bipalium penzigi* färbt sich auch auffallend schwächer als jenes der Dorsalseite, seine Kerne sind größer, und die Cilien bedeutend länger als dorsal (Taf. VI, Fig. 3). Dies lässt sich auch an den Oviducten von *Bipalium graffi* beobachten, jedoch weniger deutlich.

Dieser dorsal und ventral verschiedene Bau der Oviducte besteht aber nur bis in die Gegend der Kopulationsorgane; hier wird die Differenz zwischen dem dorsalen und ventralen Epithel allmählich geringer, um schließlich ganz aufzuhören.

Meines Wissens sind solche Fälle von dorsal und ventral verschieden gebauten Oviducten noch nicht beschrieben worden; nur ist mir eine Abbildung von Krsmanović[1] aufgefallen, welche einen Längsschnitt durch den Oviduct von *Geoplana sieboldi* v. Graff darstellt. In dieser Abbildung (Taf. VIII, Fig. 12 *od*) ist das gegen die Dorsalseite zugekehrte Epithel der Oviducte deutlich niederer als das ventrale gezeichnet, doch erwähnt davon Krsmanović im Texte gar nichts.

Eine feine Tunica propria habe ich an den Oviducten von *Bipalium graffi* und *penzigi* beobachtet.

Bei *Bipalium graffi* werden die Oviducte von einer gegen die Kopulationsorgane an Stärke zunehmenden Muscularis umgeben, die hauptsächlich aus unregelmäßig angeordneten, sich schneidenden Ringfasern aufgebaut erscheint. Eine Ringmuscularis habe ich ferner bei *Bipalium virile* beobachtet, nur ist sie hier viel schwächer entwickelt.

IV. Männlicher Apparat.

Das männliche Kopulationsorgan, der Penis, ragt in eine vom Atrium deutlich geschiedene Höhlung, welche als Atrium masculinum bezeichnet wird. An diesem kann man mehr oder weniger scharf zwei Theile unterscheiden; einen den Penis ringförmig umgebenden Raum, das Atrium masculinum im engeren Sinne, und einen längeren Kanal, der diesen Raum mit dem Atrium commune in Verbindung setzt, den sogenannten »männlichen Kopulationskanal« (siehe die Abbildungen der Kopulationsorgane *am* und *mcc*). Dieser letztere ist namentlich bei *Bipalium graffi* und *böhmigi* ziemlich lang; doch ist es klar, dass, je nachdem sich bei der Fixirung die Muskulatur des Kopulationsapparates kontrahirt hat, je nachdem der Penis zurückgezogen oder vorgestoßen wurde, der männliche Kopulationskanal in Bezug auf Gestalt und Größe recht verschieden erscheinen wird, wie überhaupt auch andere Theile des Kopulationsapparates bei verschiedenen Individuen ein und derselben Specis oft eine ganz verschiedene Gestalt eventuell auch Lage besitzen werden. Ich habe dies erwähnt, um daran zu erinnern, dass manche Eigenthümlichkeiten, die sich auf Form, Größe und Lage von Organen beziehen, zufälliger Weise bei der Konservirung entstanden sein können, und dass man daher nur mit großer Vorsicht dieselben als specifische Charaktere ansehen

[1] »Beiträge zur Anatomie der Landplanarien.« Diese Zeitschr. Bd. LXV. 1898. p. 179—210. Taf. VII und VIII.

darf, zumal wenn man von der betreffenden Species nur ein einziges Individuum untersuchen konnte.

Nicht immer führt der männliche Kopulationskanal direkt in das Atrium commune; dies gilt nur für *Bipalium robiginosum*, *böhmigi* und *graffi*[1]; bei *Bipalium virile* finden wir dagegen, dass er sich mit der Vagina zu einem »gemeinsamen Kopulationskanal« vereinigt (Taf. V, Fig. 1 *gcc*) und dieser mündet erst in das Atrium commune ein[2]. *Bipalium penzigi* nimmt in dieser Beziehung eine Mittelstellung ein, indem der männliche Kopulationskanal und der Drüsengang — eine Vagina ist hier nicht vorhanden — zwar durch eine einzige Öffnung in das Atrium commune einmünden, ohne dass es aber zur Ausbildung eines gemeinsamen Kopulationskanals gekommen wäre, indem die beiden genannten Gänge sich unmittelbar vor ihrer gemeinsamen Ausmündungsstelle in das Atrium vereinigen (vgl. Fig. 2, Taf. VI, *mcc* und *drg*)[3].

Bei *Bipalium böhmigi* und *graffi* wird das männliche Atrium von einem ziemlich hohen Cylinderepithel ausgekleidet, welches bei der erstgenannten Form auch im männlichen Kopulationskanal annähernd dieselbe Höhe aufweist, bei *Bipalium graffi* dagegen bedeutend niedriger wird, um aber am Ende des Kopulationskanals an Höhe wieder zuzunehmen. *Bipalium virile* besitzt im männlichen Kopulationskanal sowohl, als auch im Atrium masculinum ein niederes Epithel, welches (wenigstens bei dem mir vorliegenden Exemplar) keine Cilien besitzt; nur gegen die Übergangsstelle der Atriumwand in die äußere Wandung des Penis wird dieses platte Epithel allmählich zu einem hohen Cylinderepithel, welches ebenfalls der Cilien entbehrt. Bei *Bipalium penzigi* wird der männliche Kopulationskanal von einer sehr niedrigen, anscheinend cilienlosen Epithelschicht ausgekleidet, die im Atrium masculinum nur unbedeutend an Höhe zunimmt. *Bipalium robiginosum* schließlich besitzt im männlichen Atrium ein mittelhohes Flimmerepithel, welches im Kopulationskanal etwas niedriger wird.

---

[1] Dasselbe finden wir von bereits bekannten Bipaliiden bei *Bipalium haberlandti* (v. Graff, Turbell., II, Textfig. 60), *marginatum* (ebenda, Textfig. 61), *ephippium* (ebenda, Textfig. 62) und *Perocephalus sikorai* (ebenda, Textfig. 69).

[2] Ein gemeinsamer Kopulationskanal ist bisher beschrieben worden für *Bipalium univittatum* (v. Graff, Turbell., II, Textfig. 63), *Bipalium ceres* (ebenda, Textfig. 65), *Placocephalus kewensis* (ebenda, Textfig. 67) und *Placocephalus dubius* (ebenda, Textfig. 68).

[3] Eben so verhält sich die Sache bei *Bipalium proserpina* (v. Graff, Turbell., II, Textfig. 64).

Bei *Bipalium virile*, *graffi* und *robiginosum* ist am männlichen Atrium eine deutliche Muscularis vorhanden, die bei der erstgenannten Form aus Längsfasern mit dazwischen eingestreuten Ringfasern besteht; bei *Bipalium graffi* überwiegen die Ringfasern und bei *Bipalium robiginosum* sind nur solche vorhanden. Der männliche Kopulationskanal wird bei *Bipalium virile* von einer mächtigen Ringmuscularis umhüllt; *Bipalium graffi* besitzt am Kopulationskanal nur spärliche Ringfasern, die sich aber an seinem Ende, vor der Einmündung in das Atrium commune, etwas verdichten und so einen schwachen Sphincter darstellen.

Wie gewöhnlich kann man am männlichen Kopulationsapparat den Penis im engeren Sinne, der frei in das Atrium masculinum hineinragt, und den muskulösen, im Körpermesenchym eingeschlossenen »Bulbus penis« unterscheiden (vgl. die Abbildungen der Kopulationsorgane *p* und *bp*). Das gegenseitige Größenverhältnis dieser beiden Theile ist für die einzelnen Arten sehr verschieden. Während nämlich bei *Bipalium böhmigi* der Penis i. e. S. den größten Theil des männlichen Begattungsorgans darstellt, wird dieses letztere bei *Bipalium virile* fast nur vom Bulbus penis gebildet, der bei dieser Species eine kolossale Entwicklung erfahren hat (Taf. V, Fig. 1 *bp*)[1]. Eine Mittelstellung zwischen diesen beiden Extremen nehmen *Bipalium robiginosum, penzigi* und *graffi* ein. Die Form des Penis und des Bulbus penis ist bei den einzelnen Arten verschieden, sie wird aber auch bei Individuen ein und derselben Species, je nach dem Kontraktionszustand der Muskulatur, verschieden erscheinen. Nach den mir vorliegenden Exemplaren lassen sich bei *böhmigi* Penis und Bulbus penis nicht scharf abgrenzen, sie stellen zusammen ein kugeliges Gebilde dar, welches nur an der Ausmündungsstelle des Ductus ejaculatorius in eine kurze Spitze ausgezogen ist. *Bipalium robiginosum* zeigt einen kugeligen Bulbus, dem der konische Penis aufgesetzt erscheint; *Bipalium penzigi* besitzt einen langen, zugespitzten Penis, der an seiner Basis gewissermaßen in den Bulbus eingesenkt erscheint; es inserirt nämlich die Muskulatur des letzteren nicht nur an der Stelle, wo die äußere Wandung des Penis in jene des Atrium masculinum übergeht, sondern setzt sich eine ziemliche Strecke auf die Wandung des männlichen Atriums fort. Das mir vorliegende Individuum von *Bipalium graffi* besitzt ein in der Längsachse

---

[1] Von den bisher anatomisch bekannten Bipaliiden finden wir den Bulbus penis am stärksten entwickelt bei *Bipalium marginatum* (v. Graff, Turbell., II, Textfig. 61), doch nicht so stark wie bei *Bipalium virile*.

des Thieres etwas gestrecktes Kopulationsorgan, der Penis ist kurz kegelförmig. *Bipalium virile* endlich ist durch einen sehr langgestreckten Bulbus charakterisirt, dessen hinterem Ende der verhältnismäßig kleine Penis entspringt.

Im männlichen Kopulationsapparat vollkommen eingeschlossen befindet sich der Ductus ejaculatorius. Sein vorderes Ende, welches die Endtheile der Vasa deferentia aufnimmt, ragt also nicht etwa aus der Bulbusmuskulatur in das Körpermesenchym hinein, ja bei *Bipalium penzigi* reicht der Ductus ejaculatorius nicht einmal in den Bulbus hinein, er befindet sich ganz im freien Penis (Taf. VI, Fig. 2 *de*).

Die einfachste Form besitzt der Ductus ejaculatorius von *Bipalium virile*; er stellt hier ein das männliche Kopulationsorgan der Länge nach durchziehendes gleich breites Rohr dar (Taf. V, Fig. 1 *de*). Bei allen übrigen von mir untersuchten Formen legt sich die Wandung des Ductus ejaculatorius in Falten. Eine ziemlich unregelmäßige derartige Faltenbildung finden wir bei *Bipalium graffi* und noch mehr bei *Bipalium robiginosum* (Taf. V, Fig. 3 und Taf. VI, Fig. 4 *de*). Zwei taschenförmige Einfaltungen weist das hintere Ende des Ductus ejaculatorius von *Bipalium penzigi* auf (Taf. VI, Fig. 2 *t*) und deren viele besitzt jener von *Bipalium böhmigi*, wo sich die einzelnen Taschen schuppenförmig überdecken (Textfig. 1 *t*).

Das Epithel des Ductus ejaculatorius von *Bipalium virile* wird durch ein feinkörniges Sekret, welches auch das enge Lumen desselben erfüllt, fast vollständig verdeckt; nur an einigen Stellen ist noch zu erkennen, dass das Epithel aus hohen, schmalen Zellen zusammengesetzt ist.

Bei den übrigen Formen ist zwar das Epithel deutlich zu sehen, doch ist die Konservirung desselben eine so schlechte, dass man über verschiedene histologische Details kein klares Bild gewinnen kann.

Bei *Bipalium graffi* stellt das Epithel eine durchschnittlich 7,2 μ hohe Zellschicht dar, die wenigstens stellenweise deutliche Cilien erkennen lässt; nur am distalen Ende des Ductus ejaculatorius wird es außerordentlich flach und dies gilt auch für die folgenden Formen. Hier und da wird das Epithel von helleren, ziemlich breiten Kanälen durchsetzt (die oft nur schief angeschnitten sind und daher als helle ovale oder rundliche Räume im Epithel erscheinen); diese stellen, wie ich glaube, die Endtheile von später zu beschreibenden, den Bulbus penis dieser Species radial durchziehenden, hellen Gewebszügen dar, die also, falls das richtig ist, durch das Epithel des Ductus ejaculatorius in diesen ausmünden würden.

Der Ductus ejaculatorius von *Bipalium robiginosum* wird von einem Epithel ausgekleidet, welches in den vorderen Partien des Ductus eine Höhe von 12 μ, in den hinteren von 30 μ erreicht. Auf Schnitten, die senkrecht zum Epithel geführt sind (Taf. VI, Fig. 6) erscheinen die Zellleiber (*z*) von fadenförmiger Gestalt und durch ziemlich breite Zwischenräume (*i*) von einander getrennt. Durch diese letzteren dringt das oben beschriebene Drüsensekret (*sb*) in den Ductus ejaculatorius ein. Es liegen hier also offenbar ganz ähnliche Verhältnisse vor, wie v. Graff (Turbell. II, Taf. LVI, Fig. 5 *ep*) für *Artiocotylus speciosus* dargestellt hat; die Zellen sind hier durch die zwischen denselben austretenden Sekretballen (*sb*) stark zusammengedrückt. Bei der Beschreibung dieser Erscheinung sagt v. Graff (l. c. p. 209), dass »die in das Epithel eindringenden und in das Lumen (des Ductus ejaculatorius) vorquellenden Sekretmassen den Leib der Zellen zu fadenförmigen Gebilden komprimiren«. Sollten nun bei *Polycladus* die Zellen wirklich »fadenförmige Gebilde« darstellen, so würde ein wesentlicher Unterschied gegenüber *Bipalium robiginosum* bestehen; denn bei diesem besteht das Epithel des Ductus ejaculatorius nicht etwa aus fadenförmigen Zellen; es stellt vielmehr ein Netzwerk dar, durch dessen Maschenräume das Sekret hindurchgeht. Hiervon kann man sich an solchen Stellen überzeugen, wo das Epithel nicht im Durchschnitt, sondern von seiner freien Fläche zu sehen ist (Taf. VI, Fig. 5). Wahrscheinlich gilt dasselbe auch für *Artiocotylus speciosus*, wo die Epithelzellen keine »fadenförmige Gebilde«, sondern ein Maschenwerk darstellen, durch dessen Maschenräume die Sekretballen hervorquellen; nur auf Schnitten, die senkrecht zum Epithel geführt sind, werden sie natürlich von fadenförmiger Gestalt erscheinen. Es sei noch erwähnt, dass das Epithel des Ductus ejaculatorius von *Bipalium robiginosum*, obwohl durch das austretende Drüsensekret so modificirt, dennoch an seiner freien Fläche deutliche Cilien erkennen lässt. Dass der Drüsengang dieser Species ebenfalls von einem Flimmerepithel ausgekleidet wird, welches zu einem Netzwerk komprimirt erscheint, wurde schon früher bei der Besprechung des weiblichen Kopulationsapparates erwähnt (vgl. p. 91 und 92)[1].

---

[1] Ein ähnliches Epithel wie im Drüsengange und im Ductus ejaculatorius von *Bipalium robiginosum* scheint nach Moseley's Angaben (On the Anatomy and Histology of the Land-Planarians of Ceylon, l. c. p. 141) das Atrium masculinum von *Bipalium diana* auszukleiden. Moseley sagt nämlich: »The cavity containing the penis (so nennt er das Atrium masculinum) is lined with a simple even layer of epithelium, divided by vertical lines into irregular elements which

Bei *Bipalium böhmigi* ist das Epithel des Ductus ejaculatorius durchschnittlich 18 μ hoch und zeigt hier und dort noch erhaltene Cilien. So weit man nach dem vorliegenden schlecht konservirten Objekt beurtheilen kann, ist der histologische Aufbau dieses Epithels folgender: Die Zellleiber sind fast farblose Gebilde, welche jedoch durch dünne, aber scharf tingirte Wände deutlich getrennt; die Kerne sind basal gelegen. Das massenhaft vorhandene, feinkörnige Sekret der Penisdrüsen dringt zwischen den Epithelzellen nach außen, so dass diese durch die zwischen ihnen gelegenen Sekretzüge noch schärfer abgegrenzt erscheinen.

Das Epithel des Ductus ejaculatorius von *Bipalium penzigi* besteht aus hellen cylindrischen Räumen, die durch schmale, ein Netzwerk darstellende dunkel gefärbte Partien getrennt werden. Ob nun hier diese letzteren oder die hellen Räume die Zellleiber sind, konnte ich nicht mit Sicherheit feststellen. Cilien scheinen nicht vorhanden zu sein. In den beiden taschenförmigen Ausstülpungen am Vorderende des Ductus ejaculatorius wird das Epithel durch das in diese Taschen einmündende Sekret vollständig verdeckt.

Auf der Ventralseite des Bulbus penis von *Bipalium graffi* bemerken wir eine eigenthümliche Höhlung (Taf. IX, Fig. 3 *h*), die einerseits mit dem Ductus ejaculatorius und andererseits mit dem Atrium masculinum kommunicirt (Taf. V, Fig. 3 *h** und *h***). Mit dem letztgenannten scheinen sogar zwei Kommunikationen zu bestehen. Die eine ist sehr deutlich zu erkennen und man sieht, wie sich das Epithel des Atrium masculinum durch diese Pforte in die Höhlung eine kurze Strecke hindurch fortsetzt. Einige Schnitte weiter gegen die rechte Seite des Thieres findet man die andere Stelle, an welcher eine Kommunikation mit dem Atrium masculinum zu bestehen scheint; es ist hier nämlich ein sehr enger Kanal vorhanden, der aber von keinem deutlichen Epithel ausgekleidet wird. (In Fig. 3, Taf. V, ist die erstere, deutliche Kommunikationsöffnung dargestellt.) In der Höhlung selbst ist mit Ausnahme der erwähnten kurzen Strecke in der Nähe des Atrium masculinum keine deutliche epitheliale Auskleidung zu erkennen; das Bindegewebe und die Muskelfasern, die diesen Hohlraum umgeben, treten frei zu Tage. Nur an einigen Stellen an der dorsalen Wandung dieser taschenförmigen Höhlung setzt sich eine periphere Schicht etwas ab, die aber so sehr dem

---

are apparently without nuclei.« Die »irregular elements«, in denen MOSELEY keine Kerne sehen konnte, würden die Maschenräume im Epithel darstellen und die »vertical lines« die schmalen Zellen, welche diese Maschenräume trennen.

daran angrenzenden Bindegewebe gleicht, dass man sich schwerlich für die Epithelnatur dieser Schicht entscheiden kann. Was den Inhalt dieser Höhlung anbelangt, so ist dieselbe theilweise mit einer granulirten Masse erfüllt, die auf mich den Eindruck eines zerfallenen Gewebes macht.

Was an diesem unter dem Bulbus penis gelegenen Hohlraum so merkwürdig erscheint, ist der Umstand, dass er sich einerseits mit dem Ductus ejaculatorius und andererseits mit dem Atrium masculinum verbindet, so dass auf diese Weise zwischen dem Ductus ejaculatorius und dem Atrium masculinum eine Kommunikation unterhalb des Bulbus penis zu Stande kommt. Diese ganz eigenartige Erscheinung, für die ich vergeblich einen analogen Fall in der mir zur Verfügung stehenden Litteratur gesucht habe, scheint mir wohl abnormal zu sein (vielleicht pathologischer Natur), doch muss der sichere Entscheid darüber einer künftigen Untersuchung von mehreren Individuen des *Bipalium graffi* vorbehalten bleiben.

Die Muskulatur des männlichen Kopulationsapparates wird der Hauptsache nach von der Muskelmasse des Bulbus penis gebildet, die aus longitudinalen, das vordere Ende des Ductus ejaculatorius umkreisenden Fasern besteht (vgl. die Abbildungen der Kopulationsorgane, *blm*); sie inseriren entweder nur an der Übergangsstelle des Atrium masculinum in die Penisbasis oder auch an einem Theil der Wandung des Atrium masculinum, wie es namentlich bei *Bipalium penzigi* schön zu sehen ist (Taf. VI, Fig. 2 *blm*). Kontrahiren sich diese Fasern, so wird der Bulbus gewissermaßen in den Penis hineingepresst und somit dieser letztere vorgestoßen. Die Fasern sind zu Bündeln vereinigt[1], die bei *Bipalium penzigi* deutlich mit einander anastomosiren. Auf Sagittalschnitten durch den Bulbus penis von *Bipalium virile* erkennt man, dass die Längsfaserbündel nicht parallel zu einander verlaufen, sondern größtentheils sich unter spitzem Winkel schneiden; auch umkreisen bei dieser Form nicht alle longitudinalen Fasern das vordere Ende des Ductus ejaculatorius, ein Theil heftet sich vielmehr an die denselben umgebende Ringmuscularis an (Taf. V, Fig. 1 *blm*).

Bei *Bipalium penzigi* wird der Bulbus, in welchen, wie bereits angegeben, der Ductus ejaculatorius nicht hineinreicht, fast ganz von longitudinalen Faserbündeln gebildet, jedoch sind auf Medianschnitten zwischen diesen, namentlich in der dorsalen Hälfte des Bulbus, auch schief oder quer durchschnittene Bündel zu sehen (Taf VI, Fig. 2 *qm*).

---

[1] In meinen Figuren des Kopulationsapparates ist dies nicht zur Darstellung gebracht, es ist an diesen nur der Verlauf der Faserbündel zu erkennen.

Bei *Bipalium virile* fanden wir innerhalb der longitudinalen Fasern, rings um den langgestreckten Ductus ejaculatorius eine röhrenförmige Muskelhülle. Diese besteht aus zwei Schichten; einer dem Epithel des Ductus ejaculatorius unmittelbar anliegenden, inneren, 10 μ dicken Schicht von außerordentlich feinen Längsfasern (Taf. V, Fig. 1 *dlm*) und einer äußeren ca. 60 μ starken, ebenfalls aus sehr feinen Fasern bestehenden Ringmuscularis (*drm*). An gewissen Stellen macht es den Eindruck, als ob diese Ringmuscularis einen ähnlichen Bau besitzen würde, wie es v. Graff für *Bipalium marginatum* (Turbell. II, p. 214, Taf. XLIII, Fig. 2) und *haberlandti* (ebenda, p. 212 und 213, Taf. XII, Fig. 7 und Taf. XIII, Fig. 1, 2 und 3) beschrieben und abgebildet hat, dass nämlich die Ringfasern zu hinter einander gelegenen Reifen oder Ringbändern angeordnet seien. Bei den beiden erwähnten Bipalien sind nach v. Graff zwischen den einzelnen Muskelreifen feine Radiärfasern vorhanden, die innerhalb derselben nach hinten umbiegen, und entweder schief zum Epithel des Ductus ejaculatorius (*Bipalium haberlandti*) oder auch parallel zu diesem verlaufen und so zu Längsfasern werden (*Bipalium marginatum*). Es wäre daher nicht unmöglich, dass auch die oben erwähnten zwischen dem Epithel des Ductus ejaculatorius und der Ringmuscularis verlaufenden feinen Längsfasern ähnlich wie bei *Bipalium marginatum* die Fortsetzung von feinen zwischen den Ringmuskelbändern gelegenen Radiärfasern darstellen; ich habe jedoch dies an meinen Präparaten nicht mit Sicherheit feststellen können.

Der Ductus ejaculatorius von *Bipalium graffi* wird ebenfalls von einer Ringmuskulatur umgeben (Taf. V, Fig. 3 *rm*), die aber durchwegs keine so scharf abgegrenzte, einheitliche Muskelhülle wie bei *Bipalium virile* darstellt, sondern ganz allmählich der äußeren Längsfaserschicht des Bulbus Platz macht.

Das den Penis im eigentlichen Sinne bedeckende Epithel stellt nur bei *Bipalium penzigi* in seiner ganzen Ausdehnung eine niedrige Zellschicht dar; sonst ist es gegen die Ansatzstelle des Penis bald mehr (*Bipalium virile* und *graffi*) bald weniger (*Bipalium böhmigi* und *robiginosum*) verdickt. Bei *Bipalium graffi* liegt unterhalb des Epithels eine deutliche mehrschichtige Ringmuscularis und zwischen dieser und dem Ductus ejaculatorius sind im Bindegewebe der Peniswandung vereinzelte Ring- und schief verlaufende Fasern eingestreut. Eine Ringmuscularis an der äußeren Fläche des Penis ist ferner bei *Bipalium robiginosum* vorhanden, jedoch nur im basalen Theil. Bezüglich des Penis von *Bipalium penzigi* sei erwähnt, dass sich bei

dem mir vorliegenden Exemplar dieser Species die Bulbusmuskulatur in die Penisbasis hineinerstreckt (siehe Fig. 2, Taf. VI); doch ist es möglich, dass bei anderen Individuen mit stärker retrahirtem Penis diese Partie vollständig in den Bulbus einbezogen erscheint.

In den Ductus ejaculatorius von *Bipalium robiginosum*, *penzigi* und *böhmigi* münden erytrophile Drüsen ein, deren Sekret sich mit Hämatoxylin-Eosin rosaroth färbt, zum Unterschiede von den erwähnten erytrophilen in den Drüsengang des weiblichen Kopulationsapparates ausmündenden Drüsen, die bei gleicher Behandlung eine intensiv rothe Farbe annehmen. Bei Anwendung von VAN GIESON'scher Flüssigkeit erscheint das Sekret gelb gefärbt. Die Drüsen selbst habe ich bei *Bipalium penzigi* ganz deutlich gesehen; sie liegen im Mesenchym außerhalb des Bulbus penis auf der Ventralseite des Thieres, etwas vor dem Kopulationsapparat. Für *Bipalium robiginosum* und *böhmigi* habe ich dagegen die Lage der Drüsen nicht genau feststellen können — dazu ist die Konservirung eine zu schlechte —; aber jedenfalls dürften sie sich im Körpermesenchym vorfinden, denn man sieht in demselben in der Nähe des männlichen Kopulationsapparates Sekretmassen, welche eben so gefärbt sind wie jene, die durch das Epithel des Ductus ejaculatorius in diesen letzteren eindringen.

Bei *Bipalium penzigi* ergießen sich die erythrophilen Drüsen in die zwei taschenförmigen Ausstülpungen des Ductus ejaculatorius (Taf. VI, Fig. 2 *t*). Diese Taschen füllen sich mit Sekret an und dienen so als Sekretreservoirs[1]), die ihren Inhalt dem Sperma beimischen. Ich glaube dies aus dem Umstande schließen zu können, dass im männlichen Kopulationskanal Spermamassen untermischt mit demselben rosarothen Sekret, welches die eben genannten Taschen erfüllt, sich vorfinden.

Bei *Bipalium böhmigi* dringt das Sekret der erythrophilen Drüsen ebenfalls in die taschenförmigen Ausstülpungen des Ductus ejaculatorius (Textfig. 1 *t*). Aus diesen kann das Sekret bei der

[1] Ähnliche mit Sekret gefüllte Säcke hat v. GRAFF im männlichen Kopulationsapparat von *Bipalium ephippium* gefunden (Turbell., II, p. 214 u. 215, Textfig. 62 *cdr*, Taf. XL, Fig. 2 u. 4 *cdr*). Diese sind aber hier in der Zahl von sieben vorhanden und bilden einen förmlichen Kranz um den Ductus ejaculatorius, in welchen sie erst nahe seinem Hinterende einmünden. Ein weiterer, wesentlicher Unterschied von *Bipalium penzigi* besteht darin, dass während bei diesem das Sekret von Drüsen, die außerhalb des Bulbus im Mesenchym liegen, herstammt, bei *Bipalium ephippium* nach den Angaben von v. GRAFF vom Epithel der genannten Säcke producirt wird.

Copula dem durch den Ausspritzungskanal hindurchfließenden Sperma beigemengt werden.

Bemerkenswerth ist *Bipalium robiginosum*, bei dem das Sekret, welches in dem vorderen Theil des Ductus ejaculatorius (Taf. VI, Fig. 4 *de'*) entleert wird, aus ziemlich unregelmäßigen oder stäbchenähnlichen Körnern besteht, während der hintere Theil des Ausspritzungskanals (*de''*) ein sekr feinkörniges, staubartiges Sekret empfängt. Die Farbenreaktionen dieser beiden Sekretsorten sind aber die gleichen (nämlich mit Hämatoxylin-Eosin rosaroth, mit VAN GIESON'scher Flüssigkeit gelb) und sie dürften daher von einander nicht wesentlich verschieden sein.

Bei *Bipalium graffi* habe ich unzweifelhafte Drüsen in Verbindung mit dem männlichen Kopulationsapparat nicht auffinden können. Doch muss ich hier gewisser Verhältnisse Erwähnung thun, welche ich allein bei dieser Species beobachtet habe und die möglicher Weise irgendwie mit einer sekretorischen Funktion zusammenhängen. Es wird nämlich die Muskelmasse des Bulbus penis ungefähr in radialer Richtung von hellen Bändern durchzogen, die von außen her in den Bulbus eindringen, sich zwischen den Muskelfasern desselben hindurchzwängen und stellenweise eine regelmäßige Anordnung dieser letzteren zu Faserbündeln bedingen (Taf. V, Fig. 4). Die hellen Bänder (*z*) bestehen aus einem Gerüstwerk von dünnen Platten, welche zwar etwas gewellt, gefaltet sind und mit einander anastomosiren, jedoch im Großen und Ganzen parallel mit den Bändern, die sie zusammensetzen, verlaufen; zwischen den dünnen Platten sind schmale, kanalartige Räume vorhanden, in welchen sich äußerst feine Körnchen vorfinden. Mit Zellkernen sind diese hellen Bänder namentlich außerhalb des Bulbus ausgestattet; im Bulbus selbst sind nur spärliche Kerne vorhanden und diese auch nur an der Peripherie desselben. Am Epithel des Ductus ejaculatorius angelangt scheinen die hellen Bänder nicht aufzuhören, sondern durch dasselbe hindurchdringend bis zum Lumen des Ductus ejaculatorius zu reichen. Dadurch dürften die hellen Lücken im Epithel bedingt sein, die bereits früher (p. 99) erwähnt wurden. Außerhalb der Bulbusmuskulatur bilden die in Rede stehenden Bänder in ihrer Gesammtheit eine Art Hülle um den Bulbus, welche sich nach vorn ziemlich weit gegen die Pharyngealtasche erstreckt und vom umgebenden Mesenchymgewebe deutlich absetzt.

Sollte es sich bestätigen, dass die hellen Bänder wirklich in den Ausspritzungskanal einmünden, so würde, glaube ich, gar kein Zweifel darüber bestehen, dass diese Bänder Drüsen, resp. deren Ausführungs-

gänge darstellen. Ganz sichergestellt wäre die Sache, wenn in den in Rede stehenden Bändern ein deutliches Sekret vorhanden wäre. Nun man könnte als solches die erwähnten äußerst feinen Körnchen deuten; doch ist es auch nicht ausgeschlossen, dass diese Körnchen irgend eine andere coagulirte Substanz darstellen.

Ganz ähnliche Verhältnisse hat MOSELEY für *Bipalium diana* konstatirt[1]. Da sollen auch im Bulbus penis »wavy bands, which in carmine preparations stand out into relief unstained amongst the surrounding deeply stained muscular tissue (Plate XIII, Fig. 2 *u*)« vorhanden sein. Er sagt ferner, dass diese Bänder bis zum Epithel der »prostatic follicles«[2] reichen und manchmal mit den drüsigen Epithelelementen in Verbindung zu treten scheinen. MOSELEY hält aber diese welligen Bänder nicht für drüsige Organe, sondern für ein »system of muscles retracting the penis«.

Der Ductus ejaculatorius von *Bipalium virile* wird von einem feinkörnigen Sekret erfüllt, welches vielleicht durch die Thätigkeit der Epithelzellen des Ductus ejaculatorius entstanden ist; wenigstens habe ich anderweitige Drüsen nicht aufgefunden.

Die Vasa deferentia verlaufen bei unseren Formen dorsal und seitlich von den Längsnervenstämmen, über den Oviducten. In die Nähe der Kopulationsorgane angelangt biegen sie bei *Bipalium böhmigi* (Textfig. 1 *vd*), unter vielfacher Schlingenbildung und Auftreibung ihres Lumens durch lokale Anhäufung von Spermamassen, dorsalwärts gegen den Bulbus penis, um in den vorderen Theil desselben einzudringen. Bei den übrigen Arten (Textfig. 2, Taf. V, Fig. 1, Taf. VI, Fig. 2 und 4, *vd*) verlaufen sie bis unterhalb der Mitte des Bulbus penis oder sogar noch weiter nach hinten und biegen dann erst nach vorn und aufwärts, um von unten und seitwärts in den Bulbus einzudringen. Bei *Bipalium penzigi* und *graffi* biegen sie dann nochmals nach hinten, bevor sie in den Ductus ejaculatorius einmünden.

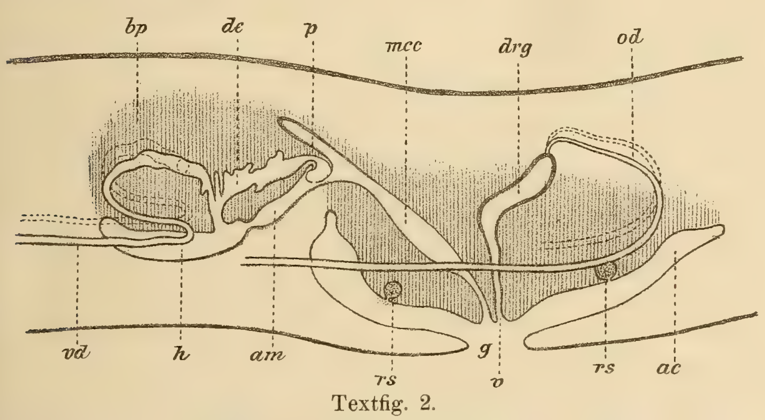
Diese Biegungen und Schlingenbildungen der Vasa deferentia ermöglichen eine ziemlich weitgehende Ausstülpung des männlichen Kopulationsorgans, ohne dass sie zu stark ausgedehnt werden, was bei einem einfachen geraden Verlauf der Vasa deferentia leicht eintreten könnte.

Bei *Bipalium robiginosum* und *penzigi* münden die Vasa defe-

[1] On the Anatomy and Histologie of the Land-Planarians of Ceylon etc., l. c. p. 142. Taf. XIII, Fig. 3.

[2] Es sind dies mit Sekret erfüllte Aussackungen des Ductus ejaculatorius.

rentia von einander getrennt in den Ausspritzungskanal ein; bei *Bipalium böhmigi* vereinigen sie sich unmittelbar vor ihrer Ausmündung in den Ductus ejaculatorius[1]; bei *Bipalium virile* erfolgt ihre Vereinigung noch früher, so dass es hier zur Ausbildung eines längeren »Samenganges« (Taf. V, Fig. 1 *ds*) kommt[2]. Die Vasa deferentia von *Bipalium graffi* gehen sowohl hinsichtlich ihrer Breite als auch ihres histologischen Aufbaues ganz allmählich in den Ductus ejaculatorius über, so dass man nicht sagen kann, wo die ersteren aufhören und der letztere beginnt; am geeignetsten erscheint es, die beiden paarigen, das Sperma zuführenden Kanäle bis zu ihrer Vereinigung im Bulbus als Vasa deferentia, und von da an den unpaaren Kanal als Ductus ejaculatorius in Anspruch zu nehmen (Textfig. 2 *vd* und *de*).



Textfig. 2.

Kopulationsapparat von *Bipalium graffi*, nach einer Sagittalschnittserie rekonstruirt. Vergr. 15. *h*, unter dem Penisbulbus befindliche Höhlung, die sowohl mit dem Ductus ejaculatorius, als auch mit dem Atrium masculinum kommunicirt. Die übrigen Bezeichnungen wie in Textfig. 1.

Das die Vasa deferentia auskleidende Epithel ist stets niedriger als jenes der Oviducte derselben Species und lässt nicht immer Cilien erkennen; nur bei *Bipalium penzigi* und *graffi* habe ich solche wahrgenommen. Eine zarte Tunica propria, wie von LANG[3] für die Vasa deferentia der Polycladen angegeben wird, konnte ich nur für *Bipalium graffi* und *virile* mit Sicherheit nachweisen.

Mit einer Muscularis, aus quer und schief verlaufenden Ring-

---

[1] Ähnlich wie bei *Bipalium ceres* (v. GRAFF, Turbell., II, Textfig. 65 *vdp*).

[2] Einen wohl ausgebildeten Samengang finden wir unter den bekannten Formen bei *Bipalium haberlandti* (v. GRAFF, Turbell., II, Textfig. 60) und *Bipalium* (*Perocephalus*) *hilgendorfi* (ebenda, Textfig. 70).

[3] »Die Polycladen des Golfes von Neapel.« Leipzig 1884. p. 225.

fasern, sind die Vasa deferentia von *Bipalium graffi* und *böhmigi* ausgestattet. Namentlich bei der erstgenannten Form ist diese Muscularis besonders deutlich und in der Gegend des Kopulationsapparates sogar mehrschichtig. Sehr zarte Ringfasern umgeben die Vasa deferentia von *Bipalium virile*; man kann sie auf Längs- und Querschnitten durch die Vasa deferentia leicht übersehen, am besten sind sie noch in der Oberflächenansicht zu erkennen.

Bei *Bipalium penzigi* und *graffi* bietet uns der zwischen dem Pharynx und dem Kopulationsapparat gelegene Theil der Vasa deferentia dieselbe Erscheinung, die wir an den Oviducten dieser zwei Species wahrgenommen haben, dass nämlich das Epithel auf der ventralen Seite höher ist als auf der Dorsalseite. Der Höhenunterschied ist aber nicht so auffällig wie bei Oviducten und nur bei genauem Zusehen bemerkbar.

Bipalium penzigi ist auch insofern interessant, als die in den Ausspritzungskanal einmündenden Endtheile der Vasa deferentia ein bedeutend höheres Epithel als die unmittelbar vorangehenden Partien besitzen. Während nämlich diese ein nur 3,5 μ hohes Epithel aufweisen, beträgt die Höhe des letzteren in den dickwandigen Endabschnitten der Vasa deferentia gegen 9 μ. Die Höhenzunahme des Epithels erfolgt nicht etwa allmählich, sondern fast unvermittelt, und man kann daher die dickwandigen Endabschnitte der Vasa deferentia von den vorangehenden Theilen scharf aus einander halten. Die Grenze zwischen diesen beiden Theilen fällt bei meinem Exemplar von *Bipalium penzigi* so ziemlich zusammen mit der Grenze zwischen dem Penis i. e. S. und dem Penisbulbus (Taf. VI, Fig. 2 *vd* und *Vd*); doch ist es möglich, dass bei einer stärkeren Retraktion des männlichen Kopulationsorgans der dickwandige Endabschnitt der Vasa deferentia zum Theil im Bulbus penis zu liegen kommt.

Bei sämmtlichen Formen habe ich reife Spermatozoen in den Vasa deferentia aufgefunden; ferner im Ductus ejaculatorius von *Bipalium virile* und *penzigi* und bei der letztgenannten Art auch im männlichen Kopulationskanal.

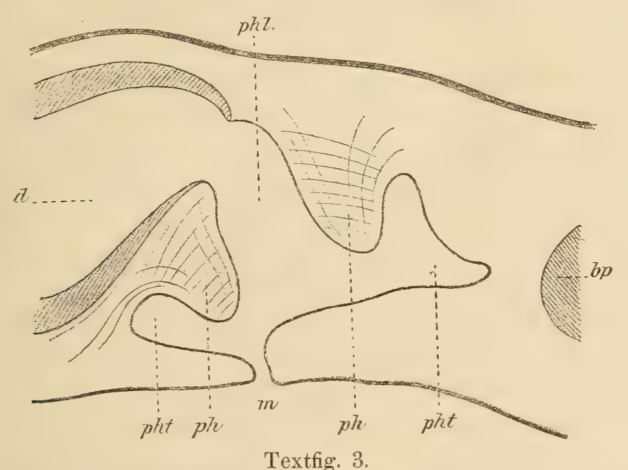
Morphologie des Pharyngealapparates.

Nach den mir vorliegenden Individuen nimmt der Pharyngealapparat bei *Bipalium robiginosum* ca. $^1/_6$ der Gesammtlänge des Körpers ein, bei *Bipalium penzigi* und *megacephalum* $^1/_8$, *graffi* $^1/_{11}$, *virile* $^1/_{13}$ und *böhmigi* $^1/_{18}$. Vom Vorderende des Körpers ist der

Pharyngealapparat bei *Bipalium virile*, *böhmigi* und *megacephalum* fast um die Hälfte, bei *Bipalium graffi*, *penzigi* und *robiginosum* ungefähr um $^2/_5$ der Körperlänge entfernt. Die Distanz zwischen dem Pharyngeal- und dem Kopulationsapparat wurde schon früher (p. 87) angegeben.

Die Mundöffnung befindet sich bei *Bipalium penzigi* am Ende des ersten Drittels, bei *Bipalium böhmigi* etwas vor der Mitte und bei den übrigen von mir untersuchten Formen ziemlich genau in der Mitte der Pharyngealtasche.

In Bezug auf die Form und Insertion des Pharynx ist namentlich *Bipalium penzigi* bemerkenswerth (Textfig. 3). Der Pharynx stellt



Textfig. 3.
Medianschnitt durch den Pharyngealapparat von *Bipalium penzigi*. *m*, Mundöffnung; *pht*, Pharyngealtasche; *ph*, Pharynx; *phl*, Lumen desselben; *d*, Darm; *bp*, Bulbus penis. Vergr. 30.

hier eine kurze, dicke Ringfalte dar, die im Längsschnitt von glockenförmiger Gestalt erscheint; seine ventrale Insertion befindet sich im vorderen Theile der Pharyngealtasche, die dorsale Insertion nur wenig weiter dahinter, vom Hinterende der Pharyngealtasche ziemlich abgerückt.

Bei den übrigen Arten nähert sich der Pharynx mehr oder weniger jener Form, die v. Graff (Turbell. II, p. 99) als kragenförmig bezeichnet. Die ventrale Insertion liegt am Vorderende der Pharyngealtasche (*Bipalium virile*, *böhmigi*, *robiginosum*, *graffi*) oder in einiger Entfernung davon (*Bipalium megacephalum*); die dorsale Insertion erscheint gegenüber der ventralen ziemlich weit nach hinten verschoben und dem Hinterende der Pharyngealtasche mehr oder weniger genähert.

In der Pharyngealtasche und im Darm von *Bipalium virile* fand ich Pflanzenfragmente, welche mit Pilzhyphen reichlich durchsetzt sind. Diese letzteren gehören, wie mir Herr Prof. Dr. Eduard Palla mittheilte, höchst wahrscheinlich saprophytischen Pilzen an und es dürften daher die Pflanzenfragmente von in Verwesung begriffenen Pflanzentheilen herrühren. In der Pharyngealtasche sind ferner Klumpen von Pilzsporen vorhanden.

Diese pflanzlichen Objekte sind wahrscheinlich zufällig in unser *Bipalium* bei der Aufnahme irgend eines Beutethieres hineingelangt.

An dieser Stelle möchte ich noch Einiges über eine Gregarine (*Monocystide*) mittheilen, die sich im Darm von *Bipalium virile* massenhaft vorfand.

Nach den in meinen Präparaten vorkommenden Durchschnitten dieser Gregarine zu urtheilen, ist dieselbe von eiförmiger Gestalt; die Maximallänge ihres Körpers beträgt 200 μ, die Breite ca. 120 μ. Die Körperform dürfte übrigens ziemlich veränderlich sein; denn es finden sich neben den eiförmigen oder rundlichen Durchschnitten auch solche, die unregelmäßig gelappt und eingeschnürt erscheinen.

Die nur wenig über 1 μ dicke Pellicula setzt sich vom Körper ziemlich scharf ab und lässt an solchen Stellen, wo sie schief angeschnitten oder von der Oberfläche zu sehen ist, die für manche Gregarinen charakteristischen parallelen Furchen gut erkennen (Taf. V, Fig. 2 *p*). Das Cytoplasma zeigt keine deutliche Differenzirung in ein Ekto- und ein Entoplasma; es erscheint durchwegs äußerst feinkörnig und entbehrt jener gröberen Einschlüsse, die sonst bei Gregarinen häufig vorhanden sind. Der Kern wird von einer zarten aber scharfen Membran umgeben und enthält ein feinwabiges Plasma, welches sich schwächer als das Cytoplasma färbt. Auf Durchschnitten besitzt der Kern zumeist eine rundliche Gestalt (Taf. V, Fig. 2 *n*) bei einem Durchmesser von ca. 30 μ; seltener erscheint er oval (Taf. V, Fig. 2 *a*) und es kann dann seine Länge bis 40 μ betragen.

Im Zellkerne eingeschlossen und zwar fast stets eine periphere Lage einnehmend, findet man ein bis mehrere scharf tingirte Binnenkörper (*bn*). Gewöhnlich sind sie von kugelförmiger Gestalt und besitzen einen Durchmesser von 9 μ; doch kommen auch kleinere vor, die zuweilen eine etwas unregelmäßige Form besitzen (Taf. V, Fig. 2 *b*, unten). Sie enthalten entweder zahlreiche kleine Vacuolen; oder es ist eine größere, meist excentrisch gelegene Vacuole und daneben mehrere kleinere vorhanden und zwar treten letztere in um so

geringerer Anzahl auf, je größer die erstgenannte ist. Diese dürfte also aus dem allmählichen Zusammenfluss der kleineren Vacuolen entstanden sein und kann schließlich so groß werden, dass sie bis auf eine schmale Rindenschicht den ganzen Binnenkörper einnimmt (vgl. die auf Taf. V in Fig. 2—2 *b* dargestellten Binnenkörper). An einigen Stellen gewinnt man den Eindruck, als ob sich diese große Vacuole durch Zerreißen der ohnehin sehr dünnen Wandung des Binnenkörpers nach außen entleeren würde.

Diese Gregarine dürfte mit jener identisch sein, welche v. Graff im Darme von *Bipalium haberlandti* und *marginatum* aufgefunden hat[1]. Die letztere soll nämlich ebenfalls ein »gleichmäßig feinkörniges« Plasma und einen großen »hellen« Kern besitzen. Allerdings sagt v. Graff darüber nichts, ob die Pellicula der von ihm gefundenen Gregarine mit Furchen versehen ist; doch werden vielleicht solche Furchen vorkommen und sind wahrscheinlich nur übersehen worden. Eine Gregarine, welche ebenfalls ein feinkörniges, gröberer Einlagerungen entbehrendes Plasma besitzt, hat Krsmanović bei *Geoplana steenstrupi* beobachtet[2]. Der Binnenkörper dieses Parasiten soll aber oft aus einer centralen hellen Partie und einer peripheren Schicht, welche aus »radiär gestellten, intensiv tingirbaren, dicht neben einander liegenden Stäbchen« aufgebaut ist, bestehen, eine Eigenthümlichkeit, welche dem Binnenkörper der von mir bei *Bipalium virile* aufgefundenen Gregarine nie zukommt; auch findet sich diese, wie schon erwähnt, im Darme vor, während die von Krsmanović beschriebene im Körpermesenchym angetroffen wurde. Ob bei dieser letzteren die Pellicula Furchen besitzt, wird von Krsmanović nicht angegeben und überhaupt wurden derartige Furchen für keine der bisher in Landtricladen beobachteten Gregarinen beschrieben.

* * *

Wenn wir nun das im Vorigen Mitgetheilte und weiterhin das bisher über die Organisation der Bipaliiden Bekannte kurz überblicken, so fällt uns vor Allem die große Mannigfaltigkeit des Kopulationsapparates gegenüber den anderen Organsystemen auf, eine Erscheinung, die wir auch bei den übrigen Landtricladen vorfinden und die überhaupt im Thierreiche weit verbreitet ist.

Diese Verschiedenheit im Baue der Kopulationsorgane dürfte vielleicht den Zweck haben, Bastardirungen zwischen verwandten,

[1] v. Graff, Turbell. II. p. 250.
[2] Beitr. zur Anatomie der Landplanarien. l. c. p. 208. Taf. VIII, Fig. 14.

zusammen vorkommenden Arten zu verhindern. Und in der That sehen wir auch, dass jene Bipaliiden, welche an ein und demselben Fundorte vorkommen, zumeist große Unterschiede in Bezug auf ihre Begattungsorgane zeigen. Dagegen kommen ganz ähnlich gebaute Kopulationsorgane bei Arten, welche verschiedene Gegenden bewohnen und bei welchen daher eine Bastardirung von vorn herein nicht möglich ist, vor. Ich erwähne nur *Bipalium* (*Perocephalus*) *sikorai*[1] und *Bipalium univittatum*[2], von denen der erstere auf Madagaskar, der letztere in Südindien vorkommt; beide stimmen in Bezug auf ihren Kopulationsapparat ziemlich überein.

Nun giebt es aber auch eine Anzahl von Formen, welche, obwohl sie ein und dieselbe Gegend bewohnen, doch sehr ähnlich gebaute Begattungsorgane aufweisen. Namentlich bemerkenswerth sind in dieser Hinsicht die madagassischen Bipaliiden. Diese sind nämlich, wie mir mein Kollege C. Mell, welcher vor Kurzem eine Anzahl von madagassischen Landtricladen untersucht hat, mittheilt, in Bezug auf den Kopulationsapparat einander sehr ähnlich; es kann also den Anschein erwecken, als ob hier für die Verhinderung der Bastardirung nicht vorgesorgt wäre. Doch müssen wir in Betracht ziehen, dass bei einigen dieser madagassischen Arten die Kopulationsorgane zwar sehr ähnlich sind, aber von sehr verschiedener Größe, so dass durch diesen letzten Umstand allein eine Begattung zwischen den Individuen dieser verschiedenen Arten verhindert oder wenigstens erschwert wird. Bei den anderen Arten, die einen sowohl hinsichtlich seines Baues als auch seiner Größe ziemlich übereinstimmenden Kopulationsapparat besitzen, kann ja ihr Aufenthaltsort, oder ihre Erscheinungszeit, oder die Periode der Geschlechtsreife verschieden sein, so dass durch diese Umstände allein die betreffenden Species vor Bastardirung gesichert wären. Leider wissen wir über die letztgenannten Punkte noch viel zu wenig und es wäre daher sehr wünschenswerth, diesbezüglich genaue Daten zu sammeln.

Graz, im Januar 1902.

---

[1] v. Graff, Turbell. II. Textfig. 69.
[2] v. Graff, Turbell. II. Textfig. 63.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel IV.

m bezeichnet die Gegend der Mundöffnung, *g* jene der Geschlechtsöffnung.

In Fig. 2 und 4 sind die fehlenden (nicht kolorirten) Körpertheile nach Gutdünken durch einen einfachen Kontour ergänzt.

Die dargestellten Querschnittsformen sind der mittleren Körperregion entnommen.

Fig. 1—1*b*. *Bipalium virile* n. sp. Fig. 1 das Thier von der Dorsalseite, Fig. 1*a* ein Stück von der Ventralseite, Fig. 1*b* Querschnittsform. Vergr. ungefähr $1^3/_4$.

Fig. 2—2*b*. *Bipalium graffi* n. sp. Fig. 2 das Thier von der Dorsalseite, Fig. 2*a* ein Stück von der Ventralseite, Fig. 2*b* Querschnittsform. Vergr. $1^1/_2$.

Fig. 3—3*b*. *Bipalium böhmigi* n. sp. Fig. 3 das Thier von der Dorsalseite, Fig. 3*a* Vordertheil des Körpers von der Ventralseite, Fig. 3*b* Querschnittsform. Vergr. $1^1/_2$.

Fig. 4 u. 4*a*. *Bipalium phebe* (?) var. *transversefasciatum* nov. var. Fig. 4 das Thier von der Dorsalseite, Fig. 4*a* Querschnittsform. Vergr. 2.

Fig. 5 u. 5*a*. *Bipalium megacephalum* n. sp. Fig. 5 das Thier von der Dorsalseite, Fig. 5*a* Querschnittsform. Vergr. $3^1/_2$.

Fig. 6—6*b*. *Bipalium penzigi* n. sp. Fig. 6 das Thier von der Dorsalseite, Fig. 6*a* von der Ventralseite, Fig. 6*b* Querschnittsform. Vergr. $3^1/_2$.

Tafel V.

Die Abbildungen der Kopulationsapparate dieser und der nächsten Tafel sind nach Sagittalschnittserien angefertigt und stellen Medianschnitte dar. Dabei wurde aber auch in diesen Abbildungen, mit Ausnahme von Fig. 3 dieser Tafel, der Verlauf der Vasa deferentia und der Oviducte angedeutet, obwohl dieselben außerhalb der Medianebene liegen. Die Orientirung der Abbildungen ist eine derartige, dass in Bezug auf die natürliche Lage des Thieres links = vorn, rechts = hinten ist.

Fig. 1. Kopulationsapparat von *Bipalium virile* n. sp. Vergr. 28. *ac*, Atrium commune; *am*, Atrium masculinum; *b*, bindegewebige Zone in der dorsalen Wandung des Atrium commune; *bp*, Bulbus penis; *blm*, Longitudinalfasern derselben; *cy.dr*, cyanophile Drüsen; *de*, Ductus ejaculatorius; *dlm*, denselben umgebende zarte Längsfasern; *drg*, Drüsengang; *drm*, Ringmuscularis des Ductus ejaculatorius; *ds*, Ductus seminalis; *e.dr*, erythrophile Drüsen des Drüsenganges; *g*, Geschlechtsöffnung; *gc*, Geschlechtskanal; *gcc*, gemeinsamer Kopulationskanal; *mcc*, männlicher Kopulationskanal; *od*, Oviduct der rechten Seite; *p*, Penis; *pht*, Pharyngealtasche; *sp*, Spaltraum zwischen Bulbus penis und dem Körpermesenchym, der wahrscheinlich bei der Konservirung entstanden ist; *v*, Vagina; *vd*, Vas deferens der rechten Seite; vd_1, Vereinigungsstelle desselben mit jenem der linken Seite; *wlm*, Longitudinalfasern des weiblichen Kopulationsapparates; *wrm*, Ringfasern desselben.

Fig. 2—2*b*. Gregarine aus dem Darm von *Bipalium virile* n. sp. Vergr. 520.

Fig. 2. Durchschnitt durch das ganze Thier: *p*, die schief angeschnittene Pellicula, an welcher die parallelen Furchen sehr deutlich zu erkennen sind;

cy. Cytoplasma; *n*, Kern; *bn*, Binnenkörper. Fig. 2*a* der Zellkern eines anderen Individuums im Durchschnitt, mit Binnenkörper (*bn*); Fig. 2*b* verschiedene Binnenkörper, der linke oben mit einer größeren und mehreren kleineren Vacuolen, der rechte oben fast ganz von einer großen Vacuole occupirt, der untere durch verhältnismäßig geringe Dimensionen ausgezeichnet.

Fig. 3. Kopulationsapparat von *Bipalium graffi* n. sp. Vergr. 28. *ac*, Atrium commune; *am*, Atrium masculinum; *b*, bindegewebige helle Zone an der dorsalen Wand des Atrium commune; *bp*, Bulbus penis; *blm*, Longitudinalfasern desselben; *de*, Ductus ejaculatorius; *drg*, Drüsengang; *e.dr*, erythrophile Drüsen; *g*, Geschlechtsöffnung; *gw*, gemeinsamer Genitalwulst; *h*, unter dem Bulbus penis gelegener Hohlraum; *h**, Verbindungskanal zwischen dem Ductus ejaculatorius und diesem Hohlraum; *h***, Kommunikationsöffnung desselben mit dem Atrium masculinum; *mcc*, männlicher Kopulationskanal; od_1, Endtheil des linken Oviductes; *rm*, Ringfasern des männlichen Kopulationsorgans; *rs*, Sekretreservoir; *v*, Vagina. (Der Verlauf der Vasa deferentia und der Oviducte ist aus Textfig. 2 ersichtlich.)

Fig. 4. Ein Theil des Bulbus penis von *Bipalium graffi* n. sp. Vergr. 180. *de*, Ductus ejaculatorius; *lm*, Längsfasern des Bulbus; *rm*, Ringfaserbündel, zwischen welchen die hellen Ränder *z* ziehen. Das Epithel des Ductus ejaculatorius ist nicht eingezeichnet.

Tafel VI.

Fig. 1. Ein Theil des muskulösen Genitalwulstes von *Bipalium graffi* n. sp. Vergr. 230. *rs*, Sekretreservoir; *dra*, die zu diesem hinziehenden Drüsenausführgänge; *sp*, Spalt, durch welchen das Sekretreservoir in das Atrium commune einmündet; *m*, Muskelfilz des Genitalwulstes; *b*, bindegewebige Zone; *e*, Endstücke der Muskelfasern des Genitalwulstes; *kv*, Kontour, der wahrscheinlich durch knötchenartige Verdickungen der Endstücke der Muskelfasern zu Stande kommt; *bm*, Basalmembran (?) des dorsalen Atriumepithels (welches sich von der Wandung losgelöst hat und nur noch stückweise im Atrium vorhanden ist).

Fig. 2. Kopulationsapparat von *Bipalium penzigi* n. sp. Vergr. 100. *ac*, Atrium commune; *am*, Atrium masculinum; *b*, bindegewebige Zone; *bp*, Bulbus penis; *blm*, Longitudinalfasern desselben; *cy.dr*, cyanophile Drüsen des Geschlechtskanals; *de*, Ductus ejaculatorius; *drg*, Drüsengang; *e.dr*, erythrophile Drüsen desselben; *e.dr'* erythrophile Drüsen des Atrium commune; *gc*, Geschlechtskanal; *mcc*, männlicher Kopulationskanal; *od*, linker Oviduct; *p*, Penis; *qm*, quer durchschnittene Fasern des Bulbus penis; *t*, mit Sekret erfüllte, taschenförmige Ausstülpungen des Ductus ejaculatorius; *vd*, linkes Vas deferens; *Vd*, dickwandiger Endabschnitt desselben; *wlm*, Longitudinalfasern des weiblichen Kopulationsapparates; *wrm*, den Drüsengang umhüllende Ringfasern.

Fig. 3. Ein Theil des Oviductes von *Bipalium penzigi* n. sp. aus der Gegend zwischen Pharynx und Kopulationsapparat. Vergr. 240. *d*, dorsales, *v*, ventrales Epithel.

Fig. 4. Kopulationsapparat von *Bipalium robiginosum* v. Graff. Vergr. 48. *ac*, Atrium commune; *am*, Atrium masculinum; *bp*, Bulbus penis; *blm*, Longitudinalfasern desselben; *cy.dr*, cyanophile Drüsen; *de'*, vorderer Theil des Ductus ejaculatorius; *de''*, hinterer Theil desselben; *drg*, Drüsengang; *e.dr*, erythrophile Drüsen; *g*, Geschlechtsöffnung; *gw*, muskulöser Genitalwulst; *mcc*, männlicher Kopulationskanal; *od*, linker Oviduct; *p*, Penis; *v*, Vagina; *vd*, linkes Vas deferens.

Fig. 5. Epithel des Ductus ejaculatorius von *Bipalium robiginosum* v. Graff in der Oberflächenansicht. Vergr. 900. *z*, von den Epithelzellen gebildetes Netzwerk; *sb*, Sekretballen, welche durch die Maschenräume (*i*) des Epithels in den Ductus ejaculatorius eindringen.

Fig. 6. Dasselbe im Durchschnitt. Vergr. 900. Buchstabenbezeichnungen wie in Fig. 5.

Die Entwicklungsgeschichte von Clava squamata.

Von

Karl Harm

aus Rom (Mecklenburg).

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Rostock.)

Mit Tafel VII—IX.

Über die Entwicklung von *Clava squamata* ist bisher wenig bekannt geworden. Die ersten diesbezüglichen Studien dürfte, so weit ich in Erfahrung brachte, ALLMAN (1) gemacht haben, der die Resultate derselben mit wenigen Worten in seiner »Monograph of the gymnoblastic or tubularian Hydroids« niedergelegt und auch einige Abbildungen dazu gegeben hat.

Er theilt dort (p. 245) unter Anderem mit: »The female gonophores usually carry each a single ovum. I have occasionally met with two ova in the gonophore, but never with more. The ciliated planula is of an elongated club-shape and of a deep red colour. It is very contractile, and may sometimes be seen stretched out in a straight line, sometimes more or less coiled on itself, occasionally to such an extent that the two ends are brought into contact. After it has lost its cilia and become fixed the first tentacles are produced in a verticil of four near the distal extremity. Immediately below these, and alternating with them, another verticil of four tentacles is then developed, and then successive tentacles are thrown out behind those previously formed; but all trace of any distinct verticillate arrangement soon becomes lost.«

Über die Herkunft der weiblichen Geschlechtszellen hat ED. VAN BENEDEN (5) die ersten Angaben gemacht, indem er behauptet (p. 14): »Chez les Hydractinies, chez les *Clava* et chez les Méduses des Campanulaires les oeufs prennent naissance dans l'entoderme.«

In WEISMANN's umfangreicher Abhandlung über »die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen« (46) wird dagegen festgestellt, dass die männlichen Keimzellen bei *Clava squamata* aus dem Glockenkern des Gonophors hervorgehen (p. 22), also ektodermalen Ursprungs sind, während für die weiblichen die Abkunftsfrage noch unbeantwortet bleibt. Doch hält es WEISMANN (p. 24) für sehr wahrscheinlich, dass diese aus dem Ektoderm stammen. Über die Embryonalentwicklung der *Clava* finden wir bei WEISMANN nur einige kurze Angaben (p. 25). Die Furchung der Eier, von denen im Gegensatz zu ALLMAN gewöhnlich zwei und nur selten eins in einem Gonophor vorhanden sein sollen, wird als eine inäquale bezeichnet. Es sollen nach WEISMANN bei der Furchung zwei große Entoblastzellen von zahlreichen Ektoblastzellen umwachsen werden. Während die letzteren sich weiter theilen, bleiben die ersteren zunächst immer noch unverändert bestehen, und erst später theilen sie sich auch und führen zur Bildung einer soliden Planula.

Die Ansicht WEISMANN's, bezüglich der Herkunft der männlichen Geschlechtszellen fand durch THALLWITZ (42) ihre Bestätigung (p. 413). Auch die Angaben des Letzteren über die Entwicklung der medusoiden Gonophoren (p. 413) entsprechen denen WEISMANN's (p. 21). Die Entstehung des Glockenkerns beginnt nach beider Beschreibung mit einer Einwucherung des Ektoderms von der Spitze der Gonophorenknospe her ins Entoderm. Indem der Glockenkern, in welchem frühzeitig eine Höhle bemerkbar ist, weiter vordringt, kommt es zur Bildung der einschichtigen Entodermlamelle, welche den ersteren völlig umwächst, so dass er den Zusammenhang mit dem Ektoderm verliert.

Nach diesen spärlichen Angaben der früheren Autoren erschien es wohl verlohnend, eingehendere Untersuchungen über die Entwicklungsvorgänge bei *Clava squamata* anzustellen. Solches that ich denn auf Anregung seitens meines hochverehrten Lehrers, Herrn Professor Dr. SEELIGER, dem meinen tiefempfundenen Dank für die ständige Liebenswürdigkeit, mit welcher er mich in Rath und That während meiner Arbeiten unterstützte, auszusprechen, mir an dieser Stelle gestattet sei. Auch Herrn Professor Dr. WILL möchte ich hiermit für das freundliche Wohlwollen, mit welchem er meine Arbeit zu fördern suchte, meinen verbindlichsten Dank sagen.

Das mir zur Untersuchung dienende Material wurde in der Ostsee unfern der Warnemünder Küste gefunden, wo die monöcischen Kolonien auf verschiedenen Fucusarten leben. Die Kolonien bestehen

bekanntlich aus keulenförmigen Hydranthen, welche dicht gedrängt einem Wurzelgeflecht, durch das sie in Verbindung stehen, entspringen. Ende März beginnt die geschlechtliche Vermehrung und dauert bis spät in den Herbst hinein. Die Eier gelangen in den medusoiden Gonophoren, welche, wie ALLMAN (1) sehr naturgetreu abbildet (Pl. I, Fig. 1), an kurzen Stielchen dicht unterhalb der untersten Tentakel am Hydranthen sehr zahlreich zu Klumpen neben einander sitzen, zur Befruchtung und entwickeln sich dort bis zur Planulalarve. In den Monaten Juni und Juli enthalten die weiblichen Kolonien in ihren Gonophoren die verschiedenen Entwicklungsstadien vom befruchteten Ei bis zur Larve, während sie Ende März und Anfang April soeben erst anfingen, Gonophoren zu bilden. In dem Aquarium des Zoologischen Instituts erhielten sich die eingesetzten, jungen Stöckchen vortrefflich, und Mitte und Ende Mai schlüpften die Planulae aus, um in der Regel nach einer ganz kurzen Schwärmzeit sich festzusetzen.

Die Untersuchungen wurden ausgeführt an Schnitten, Totalpräparaten und zum Theil auch an lebendem Material. Zum Fixiren dienten mir Sublimat und Sublimat-Essigsäure. Da der Dotter in den Eiern sehr brüchig ist, musste ich durch diese 7,5 μ dicke Schnitte führen, während die anderen Objekte in 5 μ dicke Schnitte zerlegt wurden. Als Färbungsmittel benutzte ich für die Totalpräparate Alaunkarmin in verdünnter Lösung, während ich für die Schnitte durchweg die Doppelfärbung mit Hämatoxylin und Orange angewandt habe, die mir außerordentlich gute Dienste geleistet hat. Des Weiteren gelangten bei der Prüfung der Kernsubstanzen des Eies noch die im Wesentlichen auf der Berlinerblau-Reaktion beruhenden LIST'schen Färbemethoden I und II (35, p. 481 und 483), sowie eine Doppelfärbung mit Methylgrün und Säurefuchsin, die nach einer von BANKROFT (4, p. 61) gemachten Angabe ausgeführt wurde, zur Anwendung.

1. Die Entwicklung der Gonophoren und die Entstehung der Geschlechtszellen.

Die kugeligen Gonophoren, in denen die Sexualzellen beiderlei Geschlechts zur Entwicklung gelangen, sitzen dicht unterhalb der letzten Tentakel mit kurzen Stielchen und immer zu mehreren — in der Regel recht zahlreich — an gemeinsamen, niedrigen Stämmen, die sich aus der Hydranthenwand erheben und als eine reducirte Blastostylbildung aufgefasst werden können. Über die Entstehung der Gonophorenstämme äußert WEISMANN (46, p. 23): »Übrigens ist

dieser Stamm keine ursprüngliche Bildung, sondern eine sekundäre, dadurch hervorgerufen, dass zuerst ein oder zwei Gonophoren von gemeinsamer Basis sich ausstülpen und dann immer zahlreichere neue Ausstülpungen von derselben Stelle der Hydranthenwand aus erfolgen, so dass sich diese vorwölben muss und so eine Art von kurzem Stamm darstellt, der sich im Laufe des weiteren Wachsthums dann noch vergrößert und in Seitenäste spaltet. Das ganze Stammgebilde ist aber auch dann noch so kurz, dass es vollständig von der Gonophorentraube verdeckt wird und nur auf Schnitten gut zu erkennen ist.«

Nach meinen Beobachtungen sind die Blastostyle der Gonophorenbüschel primäre Ausstülpungen der Hydranthenwand. Bevor sie sich anlegen, treten unterhalb der untersten Tentakel lebhafte Zellproliferationen im Ektoderm ein, die bisweilen so umfangreich sind, dass das letztere nahezu in der ganzen Peripherie der Hydranthenwandung mehrschichtig wird. Meistentheils jedoch sind die Wucherungen mehr oder weniger lokalisirt. Alsbald erheben sich an den Stellen, wo die mehrschichtigen Ektoderminseln entstanden sind, hier und dort buckelförmige Vorwölbungen aus der Wand des Hydranthen, die höher und höher werden und schließlich ein etwa halbkugelförmiges Aussehen bekommen. Auf Schnitten erscheinen sie ungefähr halbkreisförmig und weisen ein einschichtiges Ektoderm auf, welches von ihrer Basis nach der höchsten Stelle zu allmählich niedriger wird (Fig. 1 *Bl*). Von diesen Erhebungen aus entwickeln sich dann erst die Gonophoren, indem zunächst in der Regel ein oder zwei kegelförmige Ausstülpungen an ihnen auftreten (Fig. 2 *Gknp*), die im Verlaufe der weiteren Entwicklung vorübergehend die Gestalt eines Fingerhutes annehmen, so dass das Ganze, wenn zwei Knospen von einem Blastostyl ausgehen, zu Zeiten ein gelapptes Aussehen erhält (Fig. 3). Später entspringen nach und nach, wenn sich die ersten schon weiter entwickelt haben, immer mehr Gonophorenknospen von demselben Stamm, und dieser »vergrößert und spaltet sich dann im Laufe des ferneren Wachsthums noch in Seitenäste«, wie es auch WEISMANN nach obigem Citat gesehen hat.

Wie bereits Eingangs hervorgehoben, stellt WEISMANN die Herkunft der weiblichen Keimzellen aus dem Ektoderm als sehr wahrscheinlich hin. Er verweist dabei (46, p. 23) darauf, dass die von ihm mit Sicherheit nur im inneren Blatt beobachteten Keimzellen[1] den Ento-

[1] Ich werde in Folgendem von weiblichen Keimzellen nur dann reden, wenn sich die Elemente noch im äußeren Blatt befinden und die Stützlamelle

dermzellen sowohl in der Gestalt des Zellleibes wie in der Beschaffenheit des Kernes sehr wenig gleichen, während die Kerne mancher Ektodermzellen mit denen der Keimzellen in hohem Maße übereinstimmen. Auch habe er eine Theilung derselben im Entoderm nie gesehen. Des Weiteren fügt er noch (46, p. 24) hinzu: »Man sieht aber auch nicht selten deutlich umgrenzte, ganze Zellen des Ektoderms, welche den Keimzellen in Größe, Kern und Zellkörper völlig ähnlich sehen, und diese Zellen liegen nicht selten direkt auf der Stützlamelle, brauchten also bloß durch diese hindurchzuschlüpfen, um von Keimzellen ununterscheidbar zu sein.« Diese von WEISMANN im Ektoderm beobachteten Zellen, die, wie er bedauert, in seiner Abbildnng (Taf. V, Fig. 4) nicht deutlich wiedergegeben sind, dürften dieselben sein, welche meine Fig. 4 (*kz*) erkennen lässt. Die Abbildung stellt ein Stück dar aus einem unmittelbar unter den untersten Tentakeln geführten Querschnitt durch die Wandung eines weiblichen Hydranthen, der an seinen Blastostylen Gonophoren zu entwickeln im Begriffe stand und schon differenzirte Ovocyten in seinem Entoderm enthielt. Vier der Keimzellen liegen an der Stützlamelle (*St*), während die eine von ihnen mit einem Fortsatz nach der Oberfläche zu gewandt ist. Sie unterscheiden sich von den übrigen Ektodermzellen durch ihren plasmareichen Zellleib, der sich mit Hämatoxylin intensiv färbt und häufig einen oder mehrere pseudopodienartige Fortsätze aussendet, wodurch sie ein amöboides Aussehen gewinnen. Auch ihr Nucleus ist ein wenig größer als in den anderen Ektodermzellen und enthält auch einen etwas größeren Nucleolus wie der jener. Im Entoderm derselben Figur liegen zwei noch sehr wenig ausgebildete Ovocyten (*Eiz*) der Stützlamelle unmittelbar an. Ihre Ähnlichkeit mit den soeben beschriebenen Zellen des Ektoderms ist eine so frappante, dass von vorn herein die Annahme gerechtfertigt erscheinen muss, es wandern die weiblichen Keimzellen aus dem Ektoderm ins Entoderm hinüber.

In der That hatte ich denn wirklich mehrfach Gelegenheit, auf Schnitten die vorhin eingehender beschriebenen Zellen des Ektoderms so in der Stützlamelle liegend anzutreffen, dass sie sich zweifellos auf der Wanderung nach dem Entoderm hin befunden haben mussten.

noch nicht durchsetzt haben, denn eine weitere Theilung erscheint mir hier noch nicht ausgeschlossen zu sein. Nach dem Eintritt ins Entoderm finden vor Ausstoßung der Richtungskörperchen bestimmt keine Kerntheilungen mehr in den weiblichen »Keimzellen« statt, und diese sind daher als junge Eizellen oder Ovocyten zu bezeichnen.

In Fig. 5, welche derselben Serie wie Fig. 4 angehört und von dieser nur wenige Schnitte entfernt lag, ist eine derartige Zelle (*kz'*) gezeichnet. Sie hat die Stützlamelle durchbohrt und liegt nun zur einen Hälfte im Entoderm, zur anderen noch im Ektoderm und würde bald ihren Verband mit letzterem vollends aufgegeben haben, um sich dann im Entoderm der Stützlamelle anzulegen und von hier aus ihrem weiteren Schicksale entgegen zu gehen. Dass es wirklich eine wandernde Zelle ist, beweisen ihr unregelmäßiger Kontour und ein nach dem Entoderm hin gerichteter, längerer und pseudopodienartiger Fortsatz. Eine andere ähnlich aussehende Zelle (*kz*) hat ihre ektodermale Lage noch nicht verlassen. Es findet somit die Vermuthung Weismann's, auch die weiblichen Keimzellen von *Clava squamata* seien ektodermalen Ursprungs, ihre Bestätigung.

Ich habe die Keimzellen schon in ganz jungen Hydranthen von weiblichen Kolonien, die erst acht Tentakel entwickelt hatten und sonst noch nicht die geringsten Anzeichen einer geschlechtlichen Thätigkeit bekundeten, überall im Ektoderm vereinzelt angetroffen. Zur Zeit der Geschlechtsreife lassen sie sich im Bereiche der Knospungsregion, dort, wo die Gonophorenbüschel ihre Entstehung nehmen, im Ektoderm der ganzen Peripherie von Hydranthen nachweisen. Am zahlreichsten jedoch kommen sie hier an den Stellen vor, wo die Zellproliferationen sich befinden, an deren Grunde sie in der Regel nahe der Stützlamelle theilweise vereinzelt, theilweise auch zu Gruppen vereinigt liegen.

Sobald der Blastostyl sich angelegt hat, sind die Keimzellen in dessen Ektoderm verschwunden. Dagegen liegen aber nun im Entoderm desselben zahlreiche, jugendliche Eizellen mit plasmareichem Zellkörper und deutlichem Keimbläschen, welche der Stützlamelle flach aufsitzen (Fig. 1 *Eiz*). Dieselben differenziren sich aber keineswegs allein aus solchen Keimzellen, die innerhalb der Knospungszone des Gonophorenstammes die Stützlamelle vorher durchsetzen, sondern auch aus anderen, die an entlegeneren Stellen des Hydranthen ins Entoderm gelangen und dann hierher wandern. Denn ich habe nicht nur sehr wenig differenzirte Ovocyten sondern auch solche, die sich bereits mehr entwickelt hatten und bisweilen auch — vielleicht zwecks besserer Ernährung — von der Stützlamelle weg, mehr nach der Gastralhöhle zu, lagen, an Stellen im Entoderm gesehen, wo das Ektoderm einschichtig war und sich keine Blastostylanlage entwickeln konnte. Es widerspricht dies den Befunden Weismann's, der behauptet (46, p. 23): »Diese Keimzellen finden sich nur an denjenigen

Stellen des Entoderms, an welchen die Gonophorenbüschel entspringen, an allen anderen Stellen ist das Entoderm einschichtig.«

Erklärlicherweise treten die Keimzellen dort, wo sie zahlreicher im Ektoderm sind, also in den Knospungszonen der Blastostyle, auch zahlreicher ins Entoderm über. So kommt es, dass man die Ovocyten in der Nähe der Blastostylausstülpungen in größerer Anzahl im Entoderm antrifft als an anderen Stellen des Hydranthen. Eine solche Lage hatten die beiden in Fig. 4 gezeichneten Zellen (*Eiz*), die den ektodermalen Keimzellen noch ganz gleichen.

In Fig. 6 ist ein Stück von einem Schnitte durch eine Blastostylknospe, die demselben Hydranthen angehört, dem Fig. 4 und 5 entstammen, abgebildet. Sowohl Ektoderm- wie Entodermzellen nehmen nach der höchsten Stelle der Vorwölbung hin an Höhe ab, und im Entoderm liegen zwei nicht gleich große, junge Eizellen (*Eiz* und *Eiz'*), von denen die eine (*Eiz'*) schon eine recht ansehnliche Größe erreicht hat, der Stützlamelle unmittelbar an. Die jungen Ovocyten variiren stets etwas in ihrer Größe und kommen mitunter so zahlreich vor, dass sie, wie WEISMANN (46, p. 23) sagt, »in der knospenförmigen Vorwölbung des Entoderms einen förmlichen Mantel um die eigentlichen Entodermzellen bilden« (Fig. 1). An einer anderen Stelle bemerkt er (46, p. 24): »Die Umwandlung der Keimzellen zu Eizellen erfolgt im Entoderm des Gonophorenstammes. Dort begegnet man Übergangsformen, d. h. Zellen mit protoplasmareicherem Körper und größerem, hellerem Kern, der in anderen Zellen dann vollends die Beschaffenheit eines Keimbläschens bekommt.« Ich habe im Entoderm des Gonophorenstammes, respektive dessen Anlage, immer nur bereits mehr oder weniger ausgebildete Ovocyten gefunden, dagegen wirkliche Keimzellen in der Gestalt, wie sie aus dem Ektoderm übertreten, dort nicht mehr wahrnehmen können.

Im Ektoderm der Fig. 6 gewahrt man zwei ebenfalls der Stützlamelle anliegende und von ihren Nachbarzellen durch Körper und Kern wohl unterscheidbare Zellen (*kz* und *kz'*). Diese sind jungen Ovocyten bereits sehr ähnlich und haben aus irgend einem Grunde die Wanderung ins Entoderm unterlassen, als die Ausstülpung des Blastostyls an ihrer Lagerungsstätte auftrat, ihre ektodermale Lage unverändert beibehalten und sind so ganz passiver Weise in die Knospe gelangt.

Nicht allen Ovocyten gelingt es, sich zu Eizellen zu entwickeln. So zeigt Fig. 7 *a* zwei solche Zellen (*Nhz*), die nicht zur Differenzirung gelangt sind und einer größeren, jugendlichen Eizelle (*Eiz*)

flach anliegen, so dass sie fest mit ihr verbunden erscheinen; ihre Kerne sind ein wenig undeutlich. Was aus solchen Zellen wird, lehrt die Fig. 7 *b*. Hier lässt sich erkennen, dass sich derselbe Vorgang abgespielt hat wie im vorigen Bilde, nur sind die betreffenden Zellen kleiner und flacher geworden und scheinen innig mit der Eizelle verbunden zu sein.

Kerne lassen sich nicht mehr erkennen; sie dürften bereits zerfallen und resorbirt sein. Es erinnern diese Erscheinungen an die von Doflein (17) bei *Tubularia* gemachten Beobachtungen (p. 66). Gewisse Ovocyten übernehmen die Funktion von Nährzellen, indem sie mit anderen stärkeren, jugendlichen Eizellen verschmelzen und somit diesen ein schnelleres Wachsthum ermöglichen. Amitotische Kerntheilungen in den Nährzellen, wie sie jener Forscher bei *Tubularia* beobachtet hat (p. 70), habe ich nicht feststellen können. Die in Fig. 7 *a* und 7 *b* abgebildeten Eizellen lagen beide noch im Entoderm der Hydranthenwand. Die Verschmelzungen finden aber auch noch in stärkerem Umfange statt wie in den beiden vorliegenden Fällen, und selbst in dem Gonophorenstamm sind sie häufig noch zu erkennen. Solche Bilder jedoch, wie Fig. 7 *a* bietet, wo eben erst die Apposition stattgefunden hat, habe ich dort nicht mehr getroffen, was sich mit meiner früheren Angabe, dass sich in den Blastostylen keine undifferenzirten Ovocyten vorfinden, in Einklang bringen lässt.

Für eine weitere vortheilhafte Ernährung der Eizellen ist dadurch gesorgt, dass die Hydranthen reichliche Mengen von Nahrung aufnehmen, und die Entodermzellen erscheinen mit dotterkörnchenähnlichen Nahrungsstoffen beladen, welche die Eizellen direkt in sich aufzunehmen und zu assimiliren vermögen (Fig. 6 *Nhg*). Die größere der in Fig. 6 gelegenen Eizellen (*Eiz'*) hat beispielsweise solche Körnchen ihrem protoplasmareichen Körper bereits einverleibt. Außerdem wird aber die Ernährung auch noch auf osmotischem Wege erfolgen, zumal später, wenn die Eizellen im Gonophor liegen.

Mit der Größenzunahme der Eizelle geht auch ein schrittweises Wachsen des Keimbläschens sowie des in demselben gelegenen Nucleolus einher. Das Keimbläschen ist in der Regel von kugelrunder Gestalt, bisweilen auch oval (Fig. 7 *a* und *b*, *kb*) und besitzt eine deutliche Kernmembram. Im Inneren sind zu unterscheiden ein achromatisches Gerüst-, bezw. Wabenwerk, die in diesem vertheilt liegenden und sich intensiv färbenden Chromatinkörnchen und ein mit Orange sich gleichmäßig färbender, runder Nucleolus. Letzterer (*N*) liegt peripher und ist von einem hellen, rundlichen Raum umgeben,

den feine Fädchen durchsetzen. Ich deute diese letzteren als die radiär verlaufenden Wabenwände der innersten centralen Wabenschicht. Dieselben befestigen sich einerseits am achromatischen Kerngerüst, andererseits am Nucleolus und treten auf älteren Stadien noch deutlicher hervor. Der Nucleolus liegt gewöhnlich ein wenig excentrisch im hellen Raum. DOFLEIN (17), der dieselben Verhältnisse für *Tubularia* beschreibt, meint (p. 64), »es sei schwer zu sagen, ob der Raum, in welchem der Nucleolus liege, als eine vacuolenartige Bildung aufzufassen sei oder achromatische Substanz enthalte«. Meiner Überzeugung nach muss der betreffende Raum hier mit Kernsaft erfüllt sein, da er gegen das Gerüstwerk hin durchaus nicht scharf abgegrenzt ist.

Nachdem die Blastostylanlage eine bestimmte Größe erreicht hat und die Gonophorenknospen an ihm als fingerhutförmige Ausstülpungen sich hervorgebildet haben, nehmen diese letzteren rasch an Umfang zu und erhalten ein birnförmiges Aussehen. In dem Zeitpunkte des Überganges von der einen zur anderen Form, wenn die Basis des fingerhutförmigen Gonophors anfängt, einen geringeren Durchmesser anzunehmen als das distale Ende, setzt die Glockenbildung ein, indem an der Spitze im Ektoderm plötzlich zwei Zellschichten auftreten (Fig. 8). Die tiefer gelegene (*Glk*) derselben zeichnet sich vor der äußeren durch die Größe ihrer Zellen und Zellkerne aus. Über die Entstehung der Zweischichtigkeit kann ich keine näheren Angaben machen und weiß daher auch nicht, ob sie dadurch hervorgerufen wurde, dass die Kernspindeln sich senkrecht zur Oberfläche einstellten und dementsprechend die Zelltheilungen direkt zwei über einander liegende Schichten hervorgehen ließen. Möglicherweise handelt es sich auch um eine nachträglich auftretende Wucherung. Jedenfalls ist es die untere Zellenlage, aus der sich, wie der Gang der Entwicklung lehrt, der Glockenkern im Wesentlichen bildet.

Es hält nicht schwer zu erkennen, dass das in Fig. 9 zur Darstellung gelangte Stadium dem soeben geschilderten außerordentlich ähnelt und unmittelbar aus demselben hervorgegangen sein muss. Die tiefer gelegene Ektodermschicht (*Glk*), in der unterdessen eine Zellvermehrung stattgefunden hat, hat sich nach dem Entoderm zu kuppelförmig vorgewölbt, wodurch zwischen ihr und der oberen Schicht ein feiner Spaltraum (*Glh*) entstanden ist, der nach außen hin durch eine dünne, spitz zugezogene Zelle (*c*), welche bereits auf dem vorhergehenden Stadium (Fig. 8 *c*) zu erkennen ist, abgeschlossen

wird. Diese Zelle hängt aber nur noch so locker mit der ihr benachbarten Zelle (*d*) der anderen Seite zusammen, dass es nur einer geringen Wachsthumsverschiebung des Glockenkerns bedürfen wird, um den Verschluss zu beseitigen.

Da die Zellen der oberen Schicht weder wachsen noch sich vermehren, sich also ziemlich passiv bei der Bildung des Glockenkerns verhalten und überdies auch der Spaltraum bald nach außen sich öffnet (Fig. 10), macht der gesammte Vorgang ganz den Eindruck einer Einstülpung.

Weismann (46) sagt gelegentlich der Besprechung der phyletischen Entstehung des Glockenkerns (p. 259): »Bei weiterer Verkürzung der Ontogenese wurde diese Einstülpung zu einer bloßen, soliden Einwucherung ohne Einstülpungspforte, und damit sind wir beim heutigen Glockenkern angelangt, der seine Abstammung von einer Einstülpung des Ektoderms auch heute in einzelnen Fällen noch erkennen lässt. In der Regel allerdings ist davon keine Spur mehr erhalten, aber in Ausnahmefällen zeigt sich eine feine Spalte in der Achse des sich bildenden Glockenkerns, die bis an die Oberfläche der Knospe reicht. Solche Fälle beschreibt E. v. Beneden bei der Bildung seiner ‚Organe testiculaire' von *Hydractinia*.« Bei *Clava squamata* ist der Einstülpungsprocess bereits mit einigen Komplikationen, wie dem Auftreten der oberen Ektodermschicht und des Spaltraums, verknüpft, und mögen diese als Andeutung dafür gelten können, dass auch hier späterhin einmal der Charakter einer Einstülpung mehr und mehr sich verlieren und in eine solide Einwucherung übergehen wird. Auch Weismann, der die Entwicklung des Glockenkerns für männliche Gonophoren von *Clava squamata* beschreibt, spricht von einer Einstülpung, indem er (46, p. 21 und 22) sagt: »Die jüngsten Gonophorenknospen, die mir vorkamen, zeigten bereits an ihrer Spitze eine Wucherung des Ektoderms, in Gestalt einer zweiten, tiefer liegenden Schicht größerer Zellen. Diese tiefe Zellenlage wächst dann ganz so, wie der Glockenkern einer Medusenknospe in das Entoderm hinein, und zwar kann man hier von einer förmlichen Einstülpung reden, da gleich Anfangs schon ein Hohlraum unter der oberflächlichen Ektodermschicht auftritt.«

Weder Weismann noch Thallwitz, der ebenfalls nur von einem frühzeitigen Auftreten der Glockenhöhle spricht (42, p. 413), dürften demnach die folgende Entwicklungsphase, wo sich der Spaltraum erweitert hat und mit der Außenwelt in Verbindung getreten ist (Fig. 10 *Glh*), gesehen haben. Die spitz zulaufende Zelle, die bis

dahin die Glockenhöhle nach außen hin verlegt hatte, hat ihren Fortsatz eingezogen und sich abgerundet (*c*). Es besteht jetzt eine mit Eingangspforte — Glockenmund (*Glm*) — versehene Glockenhöhle. Zu gleicher Zeit beginnt das vom Glockenkern nach dem Lumen des Gonophors zu vorgewölbte Entoderm sich zwischen äußeres Ektoderm und Glockenepithel zu schieben, wodurch eine hohle Entodermduplikatur (*Entl*), der Entodermkelch, wofür WEISMANN speciell bei den Gonophoren den Namen »primäre Entodermlamelle« eingeführt hat, geschaffen wird. Es ähnelt jetzt der ganze Bau des Gonophors, welches zu dieser Zeit an seiner Basis einen geringeren Durchmesser wie am distalen Ende hat, so dass es mit der Gestalt einer Birne verglichen werden kann, außerordentlich dem einer Meduse, wenn allerdings auch in sehr reducirter Form. Denn die Glockenhöhle bleibt von nur ganz minimaler Größe, und zur Anlage von Radiärkanälen kommt es ebenfalls nicht.

Die Verbindung der Glockenhöhle mit der Außenwelt ist nur von kurzer Dauer. Alsbald wachsen sich unter gleichzeitigem Breiterwerden der bis dahin cylindrischen Glockenhöhle (Fig. 11 *Glh*) die an der Eingangspforte gelegenen Zellen des Glockenkerns (*Glk*), indem sie pseudopodienartige Fortsätze aussenden, von beiden Seiten entgegen, um sich zu vereinigen. Dasselbe geschieht bei den am Glockenmund gelegenen Zellen des äußeren Ektoderms (*Ekt*). Hierbei tritt wiederum jene Zelle (*c*) auf, die zunächst noch die Glockenhöhle verschloss und sich dann vollkommen zurückzog, um jetzt, wie es scheint, wieder den Verschluss besorgen zu wollen. Dieselbe ist in den Figg. 8 und 10 rechts gelegen, in den Figg. 9 und 11 auf der linken Seite. Dies ist dem Umstande zuzuschreiben, dass die entsprechenden Schnitte verschieden aufgeklebt waren. In Wirklichkeit liegt sie immer auf derselben Seite. In den Figg. 9, 10 und 11, die eine deutliche Asymmetrie zeigen, ist dies mit Leichtigkeit zu erkennen; sie liegt hier stets an dem nach der Basis des Gonophors zugekehrten Rande der Öffnung. — In Fig. 12, welche ein etwas älteres Gonophorenstadium im Längsschnitt darstellt, hat die Vereinigung der entgegenstrebenden Zellen bereits stattgefunden, so dass jetzt die Glockenhöhle (*Glh*), welche sich unterdessen unter dem Einflusse des Druckes von der darunter gelegenen Eizelle (*Eiz*) noch mehr in die Breite gedehnt hat, von der Außenwelt getrennt ist. Das Glockenepithel (*Glk*) ist inzwischen durch die primäre Entodermlamelle vollends von dem äußeren Ektoderm des Gonophors abgedrängt worden,

und es ist nunmehr zur Bildung einer einschichtigen, definitiven Entodermlamelle (*Entl*) gekommen.

Die Eizellen, die schon beim Beginn der Gonophorenbildung (Fig. 2 und 3 *Eiz*) an der Spitze der Knospen lagen, haben sich von vorn herein dem Glockenkern, als dieser sich bildete, von unten angelegt. Die anderen, die an der Basis der Gonophorenknospen saßen, haben denselben jetzt durch aktive Wanderung erreicht. Beiderlei Eizellen sind unterdessen in gleicher Weise gewachsen, so dass sie alle auf derselben Entwicklungsstufe stehen.

Die Mehrzahl der Eizellen erreicht die Spitze des Gonophors erst nach der Anlage des Glockenkerns oder gar erst, wenn dieser bereits besteht. Und letzteres hält WEISMANN anscheinend für die Regel, wie aus seiner folgenden Äußerung (46, p. 24) hervorgeht: »Bei weiterem Wachsthum geht nun eine leicht zu übersehende, aber theoretisch wichtige Lageveränderung der Eizellen vor sich. Während nämlich bisher die Eizellen proximalwärts vom Ursprung der Entodermlamelle lagen, kommen sie jetzt distalwärts von demselben zu liegen. Ein vergleichender Blick auf die Figg. 5 und 6 lehrt sogleich, dass die Dislokation nur durch Eigenbewegungen der Eizellen erklärbar ist, da dieselben unmöglich durch bloße Wachsthumsverschiebungen an dem Ursprung der Entodermlamelle vorbei gelangen könnten. Die Eizellen rücken aber nicht bloß weiter nach vorn, sondern treten zugleich aus dem Entoderm ins Ektoderm über, in den Ektodermüberzug des Spadix, also in die untere Wand des Glockenkerns.«

Die Figg. 10 und 11 zeigen uns solche auf der Wanderung nach dem Glockenkern befindliche Eizellen. Während die in der ersteren Figur abgebildete (Fig. 10 *Eiz*) noch auf halbem Wege zwischen Gonophorenbasis und -Spitze gelegen ist, hat die in der anderen Abbildung gezeichnete (Fig. 11 *Eiz*) bereits den Glockenkern erreicht, aber den epithelialen Verband des Entoderms noch nicht vollkommen verlassen, obwohl sie ganz an dessen Außenseite getreten ist und mit breiter Fläche der Stützlamelle anliegt. Bei weiterer Lageveränderung treten die Eizellen aus dem Entoderm heraus an die untere Seite des Glockenkerns, so dass sie dann zwischen beiden zu liegen kommen (Fig. 12 *Eiz*). Dies ist ihre definitive Lage. Die Beobachtung, dass sie ins Ektoderm des Glockenkerns übertreten, wie es WEISMANN im letzten Citat darstellt, habe ich nicht bestätigen können.

Für *Tubularia mesembryanthemum*, wo die weiblichen Geschlechts-

zellen in den Glockenkern eintreten, erwägt BRAUER (12), nachdem er die Einwanderung der ersteren vom Entoderm der Gonophorenknospe her besprochen hat, auch einen eventuellen Eintritt vom äußeren Blatt des Gonophors aus. Er äußert darüber (p. 553): »Doch ist die Möglichkeit einer Einwanderung von einer anderen Seite aus nicht ausgeschlossen; so möchte ich z. B. die in der Fig. 2 mit *kz''* bezeichnete Zelle für eine Keimzelle halten, welche im Ektoderm der Knospe aufwärts gewandert ist und auf der distalen Seite in den Glockenkern übertritt.« Ein solches Bild, wie es BRAUER für *Tubularia* schildert, ist mir auch bei *Clava squamata* verschiedentlich begegnet. Nicht nur bei weiblichen, sondern auch bei männlichen Gonophoren habe ich wiederholt im Ektoderm Keimzellen nachweisen können. Bei den weiblichen hatten sie sich bisweilen auch schon ein wenig differenzirt, so dass sie ganz jungen Eizellen ähnelten, wie es z. B. in Fig. 10 (*kz*) der Fall ist. Diese Keimzellen mögen auf dem gleichen, passiven Wege, durch einfache Wachsthumsverschiebungen, eben so wie jene vorhin im Gonophorenstamm (Fig. 6 *kz* und *kz'*) beschriebenen, ihre ungewöhnliche Lage erreichen. Ein aktives Wandern dorthin, wie es BRAUER für die bei *Tubularia mesembryanthemum* an der Spitze der Gonophorenknospe gefundene Keimzelle annimmt, erachte ich für sehr zweifelhaft. Dass hier die weiblichen Keimzellen noch die Stützlamelle durchsetzen, um zu Eizellen zu werden, halte ich nicht für wahrscheinlich. Erstens habe ich, wie oben bereits erwähnt, niemals Geschlechtszellen hier in der Stützlamelle gesehen, und zweitens beherbergen sowohl die Blastostyle wie die Gonophorenknospen im Entoderm immer nur bereits wohl entwickelte Ovocyten. Überdies muss ich ein späteres Einwandern von Eizellen schon desshalb für ausgeschlossen halten, weil in einem Gonophor immer nur gleich große Eier vorkommen. Bei den männlichen Keimzellen, die keine wesentliche Größenzunahme erfahren, ist es schon eher denkbar, dass sie, wenn sie auf so ungewöhnlichem Wege ins Gonophor gelangen, ihren ursprünglichen Zweck noch erfüllen können, da neben reifen Spermatozoen immer auch noch Spermatocyten und Ursamenzellen sich finden. Im Übrigen kommen aber diese Erscheinungen relativ viel zu selten vor, als dass sie für den Eintritt der Geschlechtszellen ins Gonophor von wesentlicher Bedeutung sein könnten. Ich möchte daher annehmen, dass die in den jungen Gonophoren noch im Ektoderm gelegenen Keimzellen nach und nach ihren histologischen Charakter einbüßen und den benachbarten, gewöhnlichen Ektodermzellen ähnlich werden oder zerfallen.

Ich habe bereits Eingangs erwähnt, dass Weismann im Gegensatz zu Allman, der in der Regel ein Ei und ausnahmsweise zwei Eier in einem Gonophor gesehen hat, stets zwei und nur selten bloß eins gefunden hat. Ich konnte deren eins bis vier in einem Gonophor zählen. In der Regel liegen zwei oder drei Eier in einem Gonophor, seltener eins oder vier. Hierdurch erklären sich die häufigen Größenunterschiede, die zwischen den Eiern verschiedener Gonophoren vorhanden sind und auch zum Theil in meinen späteren Zeichnungen (Furchungsstadien) zum Ausdruck kommen. Wo zwei oder gar nur ein Ei in einem Gonophor liegen, bestehen natürlich viel günstigere Ernährungsverhältnisse als in solchen Gonophoren mit drei oder vier Eiern. — Was die Anordnung der am Glockenkern angelangten Eizellen im Gonophor anbetrifft, kann ich mich für den Fall, dass zwei Eier vorhanden sind, den Ausführungen Weismann's (46), der dieselbe für zwei Eizellen beschreibt und auch zwei Abbildungen (Taf. V, Fig. 6 und 7) dazu giebt, anschließen. Derselbe äußert darüber (p. 25): »Die beiden Eizellen liegen nicht auf der Spitze des Spadix, sondern zu beiden Seiten desselben, in einer Ebene, die man die Querebene nennen kann.« Im nächsten Absatz sagt er weiter: »Die Anlage der Medusenglocke verkümmert zu einem kleinen Hohlraum, der auf der Spitze des Spadix aufliegt und sich zu beiden Seiten noch ein Stück weit über die Eizelle hinzieht.« Falls drei oder vier Eizellen in einem Gonophor liegen, gruppiren sich dieselben in ähnlicher Weise, wie es Weismann für zwei beschreibt und abbildet, um den Spadix, der den Theil des Entodermschlauches darstellt, der distalwärts vom Ursprung der Entodermlamelle gelegen ist. Derselbe tritt erst auf, wenn die Eizellen den Glockenkern erreicht haben. Die Eizellen legen sich rund um den Spadix herum, der auch hier an seiner Spitze von dem unteren Glockenepithel bedeckt ist, so dass sie ihn, wie ich mehrfach auf Querschnitten von Gonophoren zu sehen Gelegenheit hatte, vollkommen umfassen. Wenn die Gonophoren eine Eizelle enthalten, kommt es nur in seltenen Fällen zur Ausbildung eines Spadix. In der Regel liegt dann die Eizelle zwischen dem Glockenkern und dem distalen Ende des Knospenentoderms, das durch den Druck des Eies nach der Gastralhöhle zu vorgewölbt wird (Fig. 12). Wenn die Eier größer werden, zieht der Spadix sich mehr und mehr zurück, indem er bald die Berührung mit dem Glockenkern verliert und kommt schließlich mehr oder weniger ganz zum Schwinden, so dass die Eier, wenn sie zu mehreren in einem Gonophor liegen, dann in innigere Berührung mit einander treten.

Etwa von der Zeit an, zu der der Spadix auftritt, erscheinen die reichliche Nahrungspartikelchen enthaltenden Zellen des Entoderms protoplasmareicher. Während sie bis dahin keinen Farbstoff annahmen, färben sie sich jetzt mit Hämatoxylin tief dunkel (Fig. 12 *Ent*), und ihnen dürfte hinfort allein, speciell denen des Spadix, die Ernährung der Eizellen obliegen.

Bald nachdem die Eizellen den Glockenkern erreicht haben, beginnt in ihnen die Dotterbildung, die an allen Stellen zu gleicher Zeit einsetzt. Der protoplasmareiche Körper der Eizelle, der sich bis dahin gleichmäßig mit Hämatoxylin färbte, zeigt plötzlich einen schaumigen Bau, indem zahlreiche helle, runde Räume auftreten, die dicht neben einander liegen und mit einer Flüssigkeit gefüllt sind (Fig. 12 *Eiz*). In ihnen mag die Bildung der Dotterkörperchen denen sie außerordentlich an Größe und Gestalt gleichen, von statten gehen.

Fig. 13 stellt einen Schnitt durch ein Gonophor, welches nur ein Ei enthielt und nicht genau in der Längsachse getroffen ist, dar und zeigt eine Eizelle (*Eiz*), in der die Bildung der Dotterkörperchen, die sehr zahlreich und eng zusammenliegen, beendet ist. Das Ei liegt dem Spadix (*Spd*), der nur noch aus einer schwachen Wölbung besteht, wurstförmig auf, ähnlich wie dies nach Weismann (46, p. 22) in männlichen Gonophoren von *Clava squamata* die Hodenmasse thut. Die Entodermlamelle (*Entl*) ist sehr dünn geworden, lässt sich aber noch in ihrem ganzen Verlaufe sehr gut verfolgen. Irgend welche Zellen vom Glockenkern sind nicht mehr zu erkennen; sie dürften bereits alle vom Ei resorbirt sein. An der Stelle etwa, wo der Glockenkern (*Glk*) gelegen hat, sind drei flach gedrückte Kerne zu sehen, von denen sich aber schwer sagen lässt, ob sie dem Glockenkern angehört haben oder der Entodermlamelle zuzurechnen sind. Während die lebende Eizelle vor der Dotterbildung röthlich erscheint, zeigt sie nach derselben eine blaugraue Färbung.

Das Keimbläschen, welches, wie ein vergleichender Blick auf Fig. 6, 7 *a* und 7 *b* (*Kb*) lehrt, mit der Entwicklung der Eizelle beträchtlich gewachsen ist und sowohl auf dem vorigen Stadium (Fig. 12) wie hier (Fig. 13 *Kb*) eine periphere Lage in der Eizelle einnimmt, ist von einer deutlichen Kernmembran umgeben. Es erscheint hier im Verhältnis zum Eivolumen etwas kleiner wie das auf der vorhergehenden Abbildung, was nur zum Theil auf die individuellen Schwankungen in der Größe der Eier, auf welche bereits aufmerksam gemacht wurde, zurückzuführen ist. In älteren Eiern wächst der

Plasmakörper stärker als das Keimbläschen, und dieses ist daher relativ kleiner (Fig. 10—13). Ein achromatisches Gerüstwerk, wie es bis dahin bestand, ist jetzt nicht mehr zu erkennen, dagegen gewährt das schwach sich färbende Achromatin ein gleichmäßig granulirtes Aussehen, während die in ihr vertheilte chromatische Substanz, die unterdessen ebenfalls zugenommen hat, noch die ähnliche Anordnung zu Körnchen zeigt, wie ehemals in dem Gerüstwerk.

Der kugelrunde Nucleolus des Keimbläschens liegt noch eben so wie früher in einem rundlichen Raum, der bisweilen unmittelbar an die Kernmembran reicht, so dass er von dieser an einer Seite begrenzt wird. Gewöhnlich ist der Nucleolus in dem sich nicht färbenden Raume an den feinen Fädchen, resp. Wabenwänden, die jetzt noch deutlicher wie früher hervortreten, mehr oder weniger excentrisch angebracht, und so kann es geschehen, dass er direkt an die Membran des Keimbläschens zu liegen kommt, wie es z. B. in der Fig. 12 der Fall ist. Auch er hat im Laufe der Entwicklung in gleichem Schritte mit dem Wachsen des Keimbläschens an Umfang ganz erheblich zugenommen, wie ein Vergleich der Fig. 7*a* und 7*b* (*N*) mit Fig. 13 zeigt.

Schon zu einer Zeit, wo die Eizelle sich noch auf der Wanderung nach dem Glockenkern befindet, treten in dem ganz zu Anfang homogenen und sich gleichmäßig mit Orange färbenden Nucleolus entweder ein größeres oder mehrere kleinere, runde Körperchen auf, die sich von ihrer Umgebung durch ihre stärkere Lichtbrechung abheben und sich nicht so intensiv mit Orange färben wie der andere Theil des Nucleolus, in dem sie gelegen sind (Fig. 10 und 11 *Eiz*). Eben solche Körperchen hat Doflein (17) im Nucleolus vom Kern der Keimgewebezellen bei *Tubularia* gesehen, die sich aber dort nach seiner Angabe (p. 64) mit den üblichen Färbemitteln nicht tingiren lassen. Er meint aber: »Trotzdem kann ich mich kaum entschließen, sie für Vacuolen zu erklären, da sie durch ihre starke Lichtbrechung sich sehr deutlich von den umgebenden Substanzen wie auch von dem Kanadabalsam, in welchen ich die Schnitte einlegte, unterscheiden.« Dass sie in vorliegendem Falle keine Vacuolen darstellen, ergiebt sich schon von selbst daraus, dass sie sich mit Orange, wenn auch schwächer wie die übrige Nucleolussubstanz, färben. Mit dem Anwachsen des Nucleolus nehmen auch sie an Größe und Zahl zu. Wenn nur ein größeres Körperchen vorhanden ist, wie z. B. in Fig. 13 (*kb*), so scheint mir dieses aus dem Konfluiren von mehreren kleinen hervorgegangen zu sein. Denn oft habe ich neben einem größeren noch

mehrere kleinere Körperchen wahrnehmen können, wie es beispielsweise der Fall ist in Fig. 12 und 12*a*. Wie ich schon erwähnte, können auch nur kleine Körperchen vorkommen; dann sind diese aber um so zahlreicher (Fig. 14 und 14*a*).

Schon die Doppelfärbung mit Hämatoxylin und Orange ergiebt, dass der sich dabei gelbfärbende Nucleolus kein Chromatin enthält. Eine Bestätigung hierfür gewähren die Färbemethoden nach List und die Doppelfärbung mit Methylgrün und Säurefuchsin. Bei Anwendung der List'schen Methoden tritt im ganzen Nucleolus gleichmäßig die Berlinerblaureaktion ein, wonach er also nur aus Paranuclein besteht. Bei der Methylgrün-Säurefuchsinmethode, die nach Untersuchungen von Malfatti eine Grünfärbung der Nucleine und rothe Tinktion der Paranucleine hervorrufen soll, werden die Schnitte zunächst fünfzehn Minuten lang in einer Mischung von zwei Theilen 0,1 % wässeriger Säurefuchsinlösung, wozu ein wenig Essigsäure zugesetzt ist, mit drei Theilen einer 0,1 % Lösung von Methylgrün behandelt. Danach werden sie noch einige Minuten länger in eine 0,1 % Methylgrünlösung getaucht, aus welcher sie direkt in 90 % Alkohol übergeführt werden. Bankroft (4), der diese Methode bei der Untersuchung des Keimbläschens von *Distaplia occidentalis* angewandt hat und eine Grünfärbung des Nucleolus damit erzielte, bemerkt noch Folgendes dazu (p. 97): »For chromatin is that substance, which takes the chromatic or basic aniline stain, when treated with a combination such as methylgreen and acid fuchsin.« Da nun Malfatti fand, dass die Nucleine, je mehr Phosphor sie enthalten, sich um so intensiver mit dem Methylgrün färben, folgert er weiter: »Thus as nucleic acid and the nucleins are derived from the nucleus, it becomes highly probable, that chromatin is made up of these substances.« Bei Benutzung dieser Färbung tingirte sich der Nucleolus roth; er enthält also gemäß Malfatti's Befund kein Nuclein oder, was dasselbe ist, kein Chromatin. Also auch diese letzte Methode ergiebt dasselbe Resultat. Es liegt wohl demnach der Schluss nahe, dass der Nucleolus im Keimbläschen bei *Clava squamata* lediglich eine trophische Bedeutung hat.

Im Anschluss an die Darstellung der weiblichen Geschlechtszellen will ich die männlichen nur kurz erwähnen. Die männlichen Keimzellen sollen nach den Angaben von Weismann und Thallwitz aus dem ektodermalen Glockenkern des Gonophors hervorgehen. Nachdem Thallwitz die Entstehung des Glockenkerns beschrieben hat, fährt er mit folgendem Wortlaut fort (42, p. 413): »Nun scheiden

sich die noch indifferenten Urkeimzellen des Glockenkerns in Epithelzellen und eigentliche Keimzellen, und zwar liefert das obere Blatt des Glockenkerns ein Epithel, welches dem Subumbrellarepithel einer Meduse entspricht, während das Spermarium mit seinem Epithelüberzug aus dem unteren Blatt hervorgeht.«

Dem Umstande, dass WEISMANN Gonophorenknospen ohne Glockenkernanlage nicht gesehen hat (46, p. 21), mag es wohl zuzuschreiben sein, dass er den Vorgang, welchen Längsschnitte durch junge, männliche Knospen zeigen, und den Fig. 15 zur Anschauung bringt, übersehen hat. Von einer Glockenkernanlage ist hier noch nichts zu spüren. Zu beiden Seiten liegen im Entoderm dicht an der Stützlamelle einige protoplasmareiche, mit größerem Nucleus versehene Zellen (*kz*), die den weiblichen, aus dem Ektoderm ins Entoderm übergetretenen Keimzellen außerordentlich ähneln, hier aber männlichen Geschlechts sind. Sie zeigen offenbar das Bestreben, an die Spitze der Knospe zu gelangen, die einige von ihnen schon nahezu erreicht haben. Wenn später die Einwucherung zum Glockenkern erfolgt, liegen sie zum größten Theil oder vielleicht auch sämmtlich an seiner Unterseite, und es hat dann den Anschein, als ob sie erst hier und nicht schon früher im Ektoderm des Hydranthen ihren Ursprung genommen hätten.

Es findet also jedenfalls eine frühzeitige Einwanderung der männlichen Keimzellen ins Gonophor statt. Ich habe jedoch auch Gonophoren mit ausgebildetem Glockenkern gesehen, an dessen unterer Seite sich bereits zahlreiche Keimzellen angesammelt hatten, während vereinzelte noch weiter zurück im Entoderm lagen. Aber immerhin dürfte die Mehrzahl der Zellen die Spitze der Gonophorenknospe erreicht haben, wenn der Glockenkern erst beginnt, sich anzulegen. Sie gehen eben so wie die weiblichen Keimzellen aus dem Ektoderm der Hydranthenwand hervor und treten wie diese durch die Stützlamelle ins Entoderm, um von hier aus weiter ins Gonophor zu wandern. Da sich hierbei dieselben Vorgänge abspielen wie bei den weiblichen, halte ich es für überflüssig, dafür noch besondere Abbildungen zu geben. Der Hydranth, dem die in Fig. 15 abgebildete Knospe entnommen ist, besaß auch schon ältere Gonophoren, in denen sich Übergangsformen von Keimzellen zu Spermatozoen befanden, während seine Stützlamelle stellenweise an der dem Entoderm zugekehrten Seite dicht mit Keimzellen belegt war.

Die Entwicklung der Spermatozoen ist von WEISMANN (46, p. 22) und noch eingehender von THALLWITZ (42, p. 412) untersucht worden,

deren Ausführungen ich mich anschließen kann. Auch die von beiden Forschern zwischen den Spermatozoen gefundenen Nesselkapseln konnte ich feststellen. THALLWITZ (42, p. 416) leitet dieselben eben so wie die Keimzellen vom Epithel des Glockenkerns ab und glaubt, dass einzelne Zellen des aus dem Glockenkern sich differenzirenden Hodenstromas die Kapseln in ihrem Plasma entwickeln. Er erwägt jedoch auch die Möglichkeit, dass die Nesselzellen aus dem Ektoderm des Gonophors einwandern könnten, hält aber erstere Annahme für die wahrscheinlichere.

Wandernde Nesselzellen habe ich im Gonophor eben so wenig wie THALLWITZ beobachten können, und überdies weist das äußere Ektoderm desselben, wenn überhaupt Nesselkapseln darin vorkommen, immer nur verhältnismäßig wenige auf. Auch aus den Zellen des Glockenkerns habe ich keine Nesselelemente sich entwickeln sehen. Es bleibt also nur übrig, anzunehmen, dass sie aus den Keimzellen oder vielmehr deren Theilungsprodukten hervorgehen. Und warum nicht? Entstehen doch in den Abkömmlingen der Eizelle, aus den embryonalen Zellen von Planulae, die noch im Gonophor sitzen, auch schon frühzeitig Nesselkapseln, worauf ich später noch zurückkommen werde.

2. Eireifung und Befruchtung.

Vor der Ausstoßung der Polkörperchen beginnt das Ei sich abzurunden und eine kugelähnliche oder ellipsoide Gestalt anzunehmen. Es hat zu dieser Zeit einen Längsdurchmesser von ungefähr 110—120 μ. Die Entwicklung aus der Keimzelle bis zu diesem Zeitpunkte dauert etwa 6 Wochen. Fig. 14 zeigt einen Schnitt durch ein solches Ei. In dem betreffenden Gonophor lag noch eine zweite Eizelle, welche auf derselben Entwicklungsstufe stand, aber in dem der Fig. 14 zu Grunde liegenden Schnitte nicht getroffen wurde. Der Spadix, der ebenfalls in der Zeichnung nicht zu sehen ist, hatte sich bereits beträchtlich verkürzt und bestand nur noch aus einer schwachen Wölbung, der die Eizellen mit ihrer Längsseite auflagen, wie es in Fig. 14 an der einen auch zu erkennen ist. An seiner Basis hat das Gonophor derartig im Durchmesser abgenommen, dass es dort in einen förmlichen Stiel übergeht, vermittels dessen es am Gonophorenstamm sitzt. Sowohl das Ektoderm wie die Entodermlamelle (*Entl*), die in ihrem ganzen Verlaufe noch recht gut zu erkennen ist und hin und wieder einige plattgedrückte Kerne aufweist, sind durch die wachsenden Eier stark gedehnt worden.

Das Keimbläschen (*Kb*), welches ca. 25—30 μ im Durchmesser hat, ist nach der dem Spadix abgewandten Seite des Eies zu ganz nahe an die Peripherie gerückt und wird von der Eioberfläche nur noch durch einen ganz schmalen Plasmasaum getrennt. In ihm treten größere Chromatinkörnchen hervor, und der Nucleolus liegt in unveränderter Gestalt in seiner Kernmembran, so dass derselbe nur noch mit einer Hälfte im Keimbläschen steckt, während die andere bereits mit dem Eidotter in Berührung getreten ist. Im Keimbläschen ist dadurch eine Lücke entstanden, die sich auf dem Schnitte nicht gefärbt hatte. Während also hier der Nucleolus in toto vor der Polkörperchenbildung aus dem Keimbläschen heraustritt, um vom Eidotter aufgenommen und resorbirt zu werden, verbleibt er in anderen Fällen in demselben und zerfällt dort in mehrere Kügelchen, wie es z. B. Fig. 16 (*N* und *N'*) für ein etwas älteres Stadium zeigt. Das größere dieser Kügelchen (*N*) ist von einem hellen Hof umgeben. Ob es die kleineren Kügelchen (*N'*) ausgestoßen hat und somit den Theil des Nucleolus darstellt, der früher die runden Körperchen einschloss, vermag ich nicht mit Gewissheit zu entscheiden. Fast sieht es so aus, zumal noch der runde, ungefärbte Raum, in dem vorher der Nucleolus lag, vorhanden ist, und auch noch einige feine, an die Kugel herantretende Fädchen zu erkennen sind.

Das Keimbläschen in Fig. 16 hat sich etwas abgeflacht, so dass es oval ist, und es liegt mit seiner breiteren Seite unmittelbar an der Oberfläche des Eies. Seine Membran ist in Auflösung begriffen und daher nur noch undeutlich zu sehen. Im Inneren macht sich eine Koncentrirung der achromatischen Substanz nach der Eiperipherie zu, der Stelle hin, wo das Keimbläschen sich der Oberfläche angelegt hat, geltend, so dass die äußere Hälfte weit dunkler als die nach dem Eicentrum zu gerichtete erscheint. Das Chromatin hat sich zu Klümpchen, an denen eine deutlich ausgeprägte Viertheiligkeit zu erkennen ist, angesammelt. Dieselben liegen allesammt peripher und zeigen das Bestreben, nach der Oberfläche des Eies hin zu gelangen, wo sich bereits einige von ihnen zusammengefunden haben. Sie stellen die Chromosomen der ersten Richtungsspindel dar, deren Viertheiligkeit neuerdings in vielen Fällen nachgewiesen ist und zuerst durch Boveri für *Ascaris megalocephala* ihre Aufklärung gefunden hat.

Fig. 17 zeigt die chromatischen Elemente in der ersten Richtungsspindel zur Äquatorialplatte zusammengetreten. Da die Chromosomen sehr zahlreich sind und daher eng zusammenliegen, ist es schwierig,

ihre Zahl mit Sicherheit anzugeben, zumal sie sich häufig, wie es beispielsweise auch in Fig. 17 *a*, wo die erste Richtungsspindel in ihrer Längsachse getroffen wurde, der Fall ist, gegenseitig etwas verschieben. Aller Wahrscheinlichkeit nach beträgt ihre Zahl 16.

Die erste Spindel (Fig. 17 *a*) ist von tonnenförmiger Gestalt und regelmäßig etwas schräg zur Eioberfläche gestellt. Eine Strahlung habe ich niemals wahrnehmen können. Die Spindelfasern liegen sehr zahlreich und dicht und sind offenbar hervorgegangen aus dem Achromatin des Keimbläschens, welches sich, wie schon erwähnt, zum größten Theil nach der Stelle hin, wo die Spindel sich aufbaut, vorher zusammenzieht. An einer Seite der ersten Richtungsspindel sieht man noch einen helleren, granulirten Rest vom Keimbläschen liegen, der die betreffenden Bestandtheile des letzteren — Kernsaft und einen minimalen Theil der achromatischen Substanz — enthält, welche sich bei der Spindelbildung nicht betheiligt haben (Fig. 17 *a*, *Kb*). Die Kernmembran des Keimbläschens ist unterdessen vollständig zur Auflösung gelangt, und in Folge dessen steht der Rest des Kerninhalts in direkter Berührung mit dem Eiplasma, so dass er ohne Schwierigkeit in dieses aufgenommen werden kann. Die chromatischen Elemente spalten sich nun in der Weise, dass jedes Tochterchromosom zwei Theilstücke erhält (Fig. 17 *a*).

Nach Abstoßung des ersten Polkörperchens löst sich der im Ei verbleibende Rest der Spindelfasern auf und vermischt sich mit dem zur Zeit noch bestehenden Reste des Keimbläschens (Fig. 18). Ob und wie weit sich letzterer an dem Aufbau der zweiten Spindel betheiligt, vermag ich nicht anzugeben. Dass er es aber thut, möchte ich wohl annehmen. Die nunmehr zweitheiligen Chromosomen vertheilen sich etwas unregelmäßig in Gruppen, verändern aber ihre Gestalt nicht und bleiben nahe der Peripherie liegen.

Die Chromosomen des ersten Polkörperchens (Fig. 18 *Rk*), welches im Ei liegen bleibt, sind zunächst noch in einer Platte angeordnet, als ob eine Theilung stattfinden sollte. Zu einer solchen kommt es jedoch nicht, wie ein in Fig. 19, wo bereits die zweite Richtungsspindel besteht, gezeichnetes Polkörperchen (*Rk*) zeigt. Dasselbe scheint sich verkleinert zu haben, und die Chromosomen, die nur noch undeutlich zu erkennen sind, liegen unregelmäßig vertheilt. Offenbar befindet es sich in der Rückbildung und wird bald vollkommen resorbirt. Die Resorption der Polkörperchen durch die Eizelle muss sehr schnell vor sich gehen, da ich dieselben zur Zeit,

wenn der weibliche Pronucleus besteht, nicht mehr habe nachweisen können.

Die zweite Richtungsspindel ist von derselben Größe wie die erste und ebenfalls tonnenförmig gestaltet (Fig. 19). Eben so wenig wie diese weist sie eine Polstrahlung auf und ist in gleicher Weise nicht ganz senkrecht zur Eioberfläche eingestellt. KULTSCHITZKY (31, p. 575) sah bei *Ascaris megalocephala* die Achse der Spindeln auch oft vom Eiradius abweichen, hält dies aber für belanglos und meint, dass es absolut kein Hindernis für die Abspaltung der Richtungskörper bilde. Ich habe ebenfalls keine hemmenden Einflüsse beobachten können, und übrigens scheint die schiefe Spindelstellung hier sogar Regel zu sein, denn ich habe alle Spindeln, die mir vorgekommen sind, nicht ganz senkrecht sich einstellen sehen. Allerdings kommt es hier aber niemals zu einer vollständigen Ausstoßung der Polzellen aus dem Ei.

Die achromatischen Fasern sind in der zweiten Spindel nicht so zahlreich wie in der ersten und weisen einen gewissen Abstand von einander auf. Auf dem in der Fig. 19 gegebenen Stadium haben sich die zweitheiligen, chromatischen Elemente, welche nach Ausstoßung des ersten Polkörperchens zurückgeblieben sind, bereits abermals getheilt, in der Weise, dass jedes Tochterchromosom aus nur einem Chromatinstück, das die Gestalt eines kurzen Stäbchens hat, besteht, und die Tochterplatten sind schon so weit aus einander gewichen, dass sie an den beiderseitigen Polen liegen. Vom vorhin erwähnten, neben der ersten Richtungsspindel bestehenden Reste des Keimbläschens sind zur Zeit der zweiten Spindelbildung keine Spuren mehr vorhanden.

Nach Abstoßung des zweiten Polkörperchens rekonstruirt sich aus dem im Ei verbleibenden Chromatin und Achromatin ein runder oder auch wenig ovaler, bläschenförmiger Vorkern, in dem die chromatische Substanz gleichmäßig vertheilt liegt, bisweilen so fein, dass er nahezu homogen erscheint. Einen Nucleolus habe ich niemals in ihm wahrnehmen können. Ich habe den weiblichen Kern fast regelmäßig schon in Verbindung mit dem männlichen angetroffen, was sich dadurch erklärt, dass schon während der Rekonstruktion des weiblichen Pronucleus der Spermakern an jenen herantritt.

Die Spermatozoen gelangen durch die zu dieser Zeit äußerst dünn gewordene Gonophorenhülle ans Ei und treten in der Regel in der Nähe des Richtungskörperchenpols in dasselbe über. Verschiedentlich habe ich Fälle von Polyspermie beobachten können, und schon

in Eiern mit noch unverändertem Keimbläschen habe ich einige Male Spermatozoen gesehen. So liegt beispielsweise dem in Fig. 18 gezeichneten, in der Umbildung zur zweiten Richtungsspindel begriffenen Keimbläschen bereits ein solches (*Spz*) unmittelbar an. Während der Entwicklung des weiblichen Vorkerns kann sich der eingedrungene Spermakopf zum männlichen Pronucleus umbilden und es entsteht dann ein ähnliches Bild wie in Fig. 20. Hier hat sich der männliche Kern dem weiblichen angelegt. Beide sind von gleicher Größe und solcher Ähnlichkeit, dass sich nicht entscheiden lässt, welches der weibliche ist und welches der männliche. Sie liegen beide neben einander unmittelbar an der Eioberfläche. Hierauf erfolgt nun in der bekannten Weise eben so wie bei anderen Arten die Bildung der ersten Furchungsspindel, bei welchem Vorgange die beiden Vorkerne etwas von der Oberfläche ab, mehr dem Eicentrum zuwandern und männliche und weibliche Chromosomen getrennt neben einander liegen bleiben.

In anderen Fällen findet die Befruchtung durch Verschmelzung der beiden Geschlechtskerne statt, indem der männliche in unveränderter Gestalt, als kompakte Chromatinkugel, in den weiblichen eindringt. Boveri (9), mit dessen für *Tiara* gegebener Abbildung, (Taf. III, Fig. 35) meine Fig. 21 eine außerordentliche Ähnlichkeit besitzt, äußert darüber (p. 55): »Die beiden in der ersten Embryonalzelle vereinigten Kerne verschmelzen, wie wir nach den zahlreichen, vorliegenden Erfahrungen behaupten dürfen, dann zu einem einzigen, wenn sie vor Überschreitung des Gerüststadiums auf einander treffen; wird dieser Zeitpunkt versäumt, so bleiben sie, auch bei dichtester Aneinanderlagerung, dauernd getrennt. Es ist also ein sehr nebensächliches und zufälliges Moment, von dem diese Verschiedenheiten abhängen, und so kommt es, dass wir eventuell in den Eiern eines und desselben Mutterthieres beiden Zuständen begegnen.« Ich habe diese Befruchtungsart eben so häufig angetroffen wie die andere. Ein bestimmtes Urtheil über die Ursache dafür abzugeben, bin ich nicht in der Lage. Die mir begegneten Fälle lassen sich aber im Übrigen mit der Ansicht Boveri's in Einklang bringen.

Bei dem in Fig. 21 gezeichneten Eikern, der bereits von der Eiperipherie fortgerückt ist und sich aufgelockert hat, ist das Chromatin in einem Gerüstwerk angeordnet. Auch der Spermakern, der in dem weiblichen Pronucleus eine excentrische Lage einnimmt, scheint schon ein wenig lockeres Gefüge zu haben, und die chromatischen Elemente sind als kurze Stäbchen in ihm ganz deutlich zu erkennen.

Der Aufbau der ersten Furchungsspindel aus diesen verschmolzenen Kernen erfolgt dann in gleicher Weise, wie es von BOVERI für *Tiara* (9, p. 28) dargestellt ist.

Gelegentlich der Untersuchungen über die Befruchtungsvorgänge gelangte mir das in Fig. 22 etwa zur Hälfte eingetragene Ei zur Beobachtung, welches bereits einen reifen Eikern enthielt, der im Präparate einige Schnitte weiter entfernt lag. Das Ektoderm der Gonophorenhülle ist vorliegenden Falls abnormer Weise ungewöhnlich dick geblieben und aus hohen, cylinderförmigen Zellen zusammengesetzt (*Ekt*). Um den das Gonophor umschwärmenden Spermatozoen, die an der dicken Hülle einen zu großen Widerstand gefunden haben würden, die Möglichkeit zu bieten, einzudringen, was in der That auch mehrere bereits ausgeführt hatten, hat das Ei, ähnlich wie es das Ei der *Hydra* thut (BRAUER, 11, p. 179), einen kegelförmigen Fortsatz zwischen den Ektodermzellen hindurch geschoben, so dass diese einen förmlichen Wulst um den Eifortsatz herum bilden.

3. Furchung und Entodermbildung.

Die aus der Vereinigung von Eikern und Spermakern hervorgegangene erste Furchungsspindel (Fig. 23), welche an beiden Polen eine hübsche, helle Astrosphäre aufweist, liegt peripher in dem ovalen Ei, nahe dem Richtungskörperpol. Hier schneidet, nachdem sich aus der Spindel zwei Kerne entwickelt haben (Fig. 24), die erste Furche ein und breitet sich allmählich in der ganzen Peripherie nach dem entgegengesetzten Pole des Eies zu, wo letzteres dem Spadix aufsitzt, aus, so dass sie etwas später auch hier weniger tief auftaucht, eben so wie es nach METSCHNIKOFF (36, p. 35) bei *Polyxenia leucostyla*, *Aglaura hemistoma* und *Liriope mucronata* geschieht. Durch diese erste Furche wird das Ei in zwei nahezu halbkugelförmige, nicht ganz gleich große Hälften (Fig. 25 *a* und *b*) zerlegt, die in einer etwa kreisförmigen Fläche zusammenhängen. In den beiden primären Kernen (Fig. 24) ist ein deutliches Gerüstwerk vorhanden, worin die chromatische Substanz als Körnchen suspendirt liegt. Ein Nucleolus ist in ihnen, wie überhaupt in den ersten Furchungskernen, nicht vorhanden.

Sobald die beiden primären Kerne das Ruhestadium erreicht haben, rücken sie von der Peripherie des Eies weg nach dessen Centrum zu, und wenn sie dort angelangt sind, was etwa gleichzeitig mit der Durchfurchung des Eies geschehen mag, bilden sie sich auch schon wieder zu neuen Spindeln um (Fig. 26). Denn ihre Centro-

somen haben sich zu einer Zeit, wo die ruhenden Kerne sich eben konstruirt haben und noch nicht in die Eimitte gelangt sind, bereits getheilt und entgegengesetzte Pole erreicht, von denen zwei neue Astrosphären erstrahlen (Fig. 24). Während bei dem rechts gelegenen Kern die Centrosomen sich vollends getrennt haben, lässt sich bei dem links liegenden noch ein Zusammenhang erkennen, indem die Centrosomen durch ein bügelförmiges Gubernaculum verbunden sind und die ganze Anlage Hantelfigur annimmt (Fig. 24 *a*). Hierin sowohl wie in dem ungleichmäßigen Theilungszustande der beiderseitigen Centrosomen besteht eine große Ähnlichkeit mit dem von Boveri (10, p. 41) beschriebenen und in seiner Fig. 36 (Taf. III) abgebildeten, zweizelligen Stadium von *Echinus microtuberculatus*. Eine Differenz beruht hingegen darin, dass es in vorliegendem Falle noch nicht zur vollständigen Ausbildung der beiden primären Blastomeren gekommen ist, wie in dem von Boveri geschilderten, und sich somit hier der Theilungsprocess der Centrosomen im Zeitverhältnis zur Zelltheilung früher abspielt wie dort.

Boveri sagt (10, p. 131) bei der Besprechung über das Verhältnis der Centrosomentheilung zur Zelltheilung: »Dieser Verlauf kann in so fern modificirt sein, als zur Zeit, wo sich die beiden Schwesterzellen von einander abschnüren, in jeder das Polkörperchen schon getheilt ist, so dass die Zelle ihre selbständige Existenz bereits mit zwei Centrosomen beginnt. Besonders ausgeprägte Fälle dieser Art bietet das Ei der Forelle (Henneguy, 58) und das von *Thalassema* (Griffin, 48). Noch ehe sich eine Spur einer Einschnürung des Zellkörpers zeigt, haben sich hier in jedem Pole zwei Tochtercentrosomen gebildet, von denen jedes in der noch fortbestehenden, alten Astrosphäre seine eigene, schwache Strahlung zu erzeugen beginnt.« In diese Kategorie von Eiern ist auch das *Clava*-Ei einzureihen. Ich habe zwar nicht feststellen können, zu welchem Zeitpunkte die Theilung der Centrosomen der ersten Furchungsspindel einsetzt, kann aber wohl mit Recht aus der oben dargelegten Thatsache, dass die Tochtercentrosomen zu einer Zeit, wo eben die Furchung beginnt, schon opponirte Punkte erreicht haben, den Schluss ziehen, dass sie sich eben so früh wie bei der Forelle und *Thalassema* vollzieht, worin mich noch die folgenden Beobachtungen unterstützen.

In der Fig. 27 ist ein Stück einer Blastomere von einem zweizelligen Stadium mit der darin liegenden Kernfigur gezeichnet, deren Spindel sich bereits getheilt hat. Die Chromatin-Tochterplatten sind weit auseinander gewichen, bestehen aber noch als solche. An dem

einen Pole liegen bereits zwei Schwestercentrosomen (C) und beginnen, inmitten der alten Astrosphäre eine neue Strahlung zu entfalten. In dem Präparate erschienen sie als helle, wenig schattige, kugelige Gebilde. Am anderen Pole habe ich nur ein Centrosom wahrnehmen können, und scheint somit auch hier wie bei dem in Fig. 24 dargestellten Falle die Theilung an beiden Polen nicht ganz gleichzeitig zu verlaufen. Eine Furchung der beiden Blastomeren war noch nicht bemerkbar; diese tritt erst ein, wenn sich die Kerne in ein Ruhestadium verwandelt haben. Die in Fig. 28 abgebildete Kernspindel, die ebenfalls schon einen gewissen Grad der Trennung ihrer achromatischen Fasern aufweist, gehört einer Blastomere eines sechzehnzelligen Stadiums an. Auch hier macht sich ein ungleichzeitiges Vorgehen in der Centrosomentheilung an beiden Polen geltend.

Boveri äußert sich dann in seiner eben erwähnten Abhandlung (10, p. 131) weiter: »Derartige Fälle sind von einem großen Interesse für das Problem der Zelltheilung einerseits; an der Richtigkeit der von mir aufgestellten Sätze ändern sie nichts. Sie zeigen nur, dass die durch die dicentrische Figur bedingte Bipolarität der Mutterzelle, welche zur Durchtrennung des Protoplasmas führt, etwas länger bestehen bleiben kann als die beiden Centren, so dass deren Theilung auf jener Verfassung noch nicht sogleich umgestaltend einwirkt. Das Wichtige ist, dass auch in diesem Falle die neue Zelle auch in der Folge nie mehr als zwei Centrosomen enthält. Denn ehe diese sich so weit entwickelt haben, um sich wieder zu theilen, ist auch der Kern bereits wieder aus seiner Ruhe zurückgekehrt und eine neue karyokinetische Figur entstanden.« Was die letzten Worte Boveri's anbetrifft, möchte ich noch erwähnen, dass auch mir niemals mehr als zwei Centrosomen in einer neuen Zelle zu Gesicht gekommen sind und auch hier die Centrosomen nicht eher zur Theilung gelangen, als bis wieder eine Spindelfigur zu Stande gekommen ist.

Die zweite Furche, die senkrecht zur ersten steht, ist wie diese eine meridionale und verläuft, die beiden primären Blastomeren schneidend, von der äußeren Oberfläche derselben nach deren Berührungsfläche zu, also centripetal (Fig. 29). Sie schreitet in den beiden Blastomeren nicht ganz gleichmäßig vor. So hat sie in Fig. 29 die eine Blastomere schon in zwei Theile vollständig zerlegt, während sie in der anderen noch nicht ganz bis zu deren Berührungsfläche vorgedrungen ist.

Es wurde vorhin auf die ungleichzeitige Theilung der Centrosomen an den beiden Spindelpolen aufmerksam gemacht. In seiner letzten

Centrosomenarbeit sagt nun BOVERI (10, p. 132): »Nach wie vor halte ich demnach meine frühere Formulirung[1] den Thatsachen für völlig entsprechend: dass das Centrosoma der entstehenden Zelle in der Einzahl zukommt, indem eben diese Einheit es ist, welche bewirkt, dass sich eine neue Zelle um sie bildet. Oder ganz allgemein, dass die Zweitheilung der Zelle durch die Zweitheilung des Centrosomas bedingt wird.« Wenn dieses zutreffend ist, lässt sich auch wohl weiter folgern, dass, wenn das eine Centrosoma der ersten Furchungsspindel dem anderen in der Theilung voraneilt, wie ich es bei dem zweikernigen Stadium der ersten Embryonalzelle habe konstatiren können (Fig. 24), späterhin auch eine Ungleichzeitigkeit in der Blastomerentheilung, so wie sie in Fig. 29 vorliegt, eintreten könne. Da nun aber einer Zelltheilung immer erst eine Kerntheilung vorauszugehen hat, so muss man erwarten, dass sich ein etwaiger Einfluss der Centrosomentheilung zunächst in der letzteren äußert. Und so ist es! In zwei Präparaten, welche auf einander folgende Übergangsstadien zwischen den in Fig. 24 und Fig. 29 zur Abbildung gelangten bildeten, hatte ich Gelegenheit, dies feststellen zu können. Das erste hiervon ist in der Fig. 26 dargestellt. Während hier in der einen Spindel noch eine Chromatinplatte besteht, haben sich in der anderen, welche nicht genau in der Längsachse getroffen ist und daher unvollkommen erscheint, bereits zwei Tochterplatten, die schon aus einander gewichen sind, gebildet. Das zweite Präparat, welches aus einem nur wenig älteren Stadium stammte als das in Fig. 27 abgebildete, habe ich nicht gezeichnet, weil die einzelnen Kernstücke auf verschiedene Schnitte vertheilt waren. Es hatten sich dort in der einen Blastomere, die noch keine Einschnürung zum vierzelligen Stadium zeigte, soeben zwei neue, ruhende Kerne angelegt, die schon eine deutlich sichtbare Membran erkennen ließen. In der anderen Blastomere hingegen schickten sich die Halbspindeln gerade zur Umbildung in die ruhenden Kerne an, und die Chromosomen waren eben im Begriff ihre regelmäßige Lage in den Tochterplatten aufzugeben. Dass nun die Furchung in der betreffenden Blastomere mit den älteren Kernen früher hätte einsetzen und auch zum Abschluss gelangen müssen, ist bestimmt anzunehmen. Im Übrigen machte sich auch in

[1] BOVERI hat 1887 in einem Bericht »Über den Antheil des Spermatozoons an der Theilung des Eies« den Satz aufgestellt (p. 153): »Das Centrosoma repräsentirt das dynamische Centrum der Zellen; durch seine Theilung werden die Centren der zu bildenden Tochterzellen geschaffen, um die sich nun alle übrigen Zellbestandtheile symmetrisch gruppiren.

diesem Präparate ein ungleichmäßiger Entwicklungszustand der verschiedenen Centrosomen bemerkbar.

Die zweite Furche führt zur Bildung von vier ungleich großen Blastomeren. Fig. 30 stellt ein Totalpräparat eines vierzelligen Stadiums, welches zwei große und zwei kleine Zellen aufweist, in Polansicht dar. Indem je eine größere und kleinere Blastomere enger mit einander verbunden sind ($a_1 + b_1$ und $a_2 + b_2$), erscheinen sie zu gleicher Zeit etwas gegen einander verschoben, so dass sie eine kreuzförmige Verbindung eingehen, wie sie METSCHNIKOFF bei den Meduseneiern gesehen hat. Letzterer schreibt darüber Folgendes (36, p. 38): »Die Blastomeren werden bei der Furchung durch ihren unmittelbaren Kontakt zusammengehalten, wobei bisweilen eigenthümliche kreuzartige Verbindungen zu Stande kommen. Im Allgemeinen lässt sich bemerken, dass je tiefer die Furche zwei brüderliche Blastomeren zertheilt, diese sich desto intimer mit den benachbarten, also so zu sagen vetterlichen Blastomeren vereinigen. So entstehen im vierzelligen Furchungsstadium zwei Paar Blastomeren, welche sich zusammen, d. h. paarweise verschieben, wobei ein Paar sich oft um einen rechten Winkel über dem anderen dreht.« Während in Fig. 30 die erste Furche inäqual und die zweite nahezu äqual verlaufen sind, was an der in der ersten Furchungsebene vorhandenen innigen Verbindung der Blastomeren zu erkennen ist, sind bei dem in Fig. 31 abgebildeten Stadium, welches in seitlicher Ansicht wiedergegeben ist, beide inäqualer Natur gewesen, so dass drei kleine Zellen und eine große zu unterscheiden sind. Auch hier tritt eine Verschiebung der Blastomeren und Anordnung zu Paaren ($a_1 + b_1$ und $a_2 + b_2$), noch deutlicher als in der vorigen Figur, hervor. So weitgehende Verschiebungen wie METSCHNIKOFF bei den Meduseneiern habe ich bei *Clava squamata* nicht beobachten können.

Nach METSCHNIKOFF (36, p. 39) findet bei *Mitrocoma* und *Nausithoe* während der zweiten Furchung eine Drehung der beiden primären Blastomeren um 90° statt. Aber noch vor dem Schlusse der Furche kehren die Blastomeren in ihre frühere Lage zurück, und nachdem sich das Ei in vier Zellen getheilt hat, vereinigen sich die Blastomeren zu zwei Paaren, wobei sie neue Bewegungen ausführen. Ich habe nun bei *Clava squamata* regelmäßig nachweisen können, dass bereits beim zweizelligen Stadium die Achsen der Kernspindeln nicht mehr in einer Ebene liegen (Fig. 26), wie sie eigentlich sollten, sondern schon erheblich davon abweichen, so dass, wenn jetzt die zweite Furchung erfolgt, auch die Theilungsebenen der beiden Blasto-

meren nicht mehr zusammenfallen. Und zwar entspricht die Drehung der Spindeln der späteren Lage der Blastomerenpaare, welche demnach beim *Clava*-Ei erstens nicht auf einer Zellbewegung der letzteren beruht und zweitens auf ein früheres Stadium zurück zu verlegen ist als beim Medusenei. Jetzt aber wirft sich die Frage auf: Liegt eine Drehung der beiden Blastomeren oder eine solche der Spindeln des zweizelligen Stadiums vor? Ich glaube, eine aktive Verschiebung der ersteren, wie sie auch in meinen Figg. 25 und 26 zum Ausdruck kommt, und wie ich sie immer mehr oder weniger auf Totalpräparaten und Schnitten wahrgenommen habe, annehmen zu können und bin daher der Ansicht, dass bereits das Plasma polar differenzirt ist und eine beliebige Verschiebung der aus verschiedenen Regionen des Eies stammenden Massen nicht eintreten kann. Denkbar wäre ja auch, dass in erster Linie eine Drehung der Spindeln sich vollzieht, und erst im Anschluss hieran eine Verschiebung der Blastomeren stattfindet.

Wenn WEISMANN (46, p. 25) behauptet, dass eine inäquale Furchung vorliege, so wird er auffallendere Größenunterschiede in den Blastomeren gesehen und auch gemeint haben, wie sie von mir vorhin angegeben sind. Wenigstens lässt seine Äußerung, »dass zwei enorme Entoblastzellen von zahlreichen Ektoblastzellen umwachsen werden«, womit er das Vorhandensein einer Epibolie konstatirt, darauf schließen. Er hat aber dann nicht den regelmäßigen Verlauf der Furchung gesehen, sondern sich durch eine unregelmäßige Form, die gar nicht allzuselten ist und wiederum noch verschiedene Modifikationen aufweist, so dass sie sich schwerlich in einen bestimmten Typus unterbringen lassen wird, beeinflussen lassen. Dieselbe führt eben so wie die andere, normale, zur Bildung einer soliden Planula, was auch WEISMANN hervorhebt. Er äußert sich nämlich so: »Wenn die letzteren — nämlich die Ektoblastzellen — schon bedeutend zahlreich und klein geworden sind und als gleichmäßig dicke Schicht das Entoblast einhüllen, besteht dieses immer noch aus zwei großen Zellen. Erst später theilen auch diese sich weiter und führen so den Abschluss der Embryonalentwicklung und die gewöhnliche Bildung einer soliden Planula herbei.«

Der von WEISMANN geschilderte Furchungsmodus sieht nämlich in der That zu gewissen Zeiten einer Epibolie außerordentlich ähnlich. Vor allen Dingen kann man sich durch Totalpräparate von ihren Anfangsstadien sehr leicht irreführen lassen. Dort sieht man, dass die eine Seite bereits abgefurcht und höckrig ist, während die

andere noch vollkommen glatt ist. Schnitte hierdurch überzeugen aber, dass eine Epibolie nicht vorliegt und sich überdies im Inneren noch andere, eigenartige Vorgänge abspielen. In Fig. 32 ist beispielsweise ein Schnitt durch ein solches Furchungsstadium abgebildet. Während hier auf der einen Hälfte des Keimes nahe an der Peripherie zahlreiche Kerne liegen, um die herum sich Einschnürungen bemerkbar machen, liegen auf der anderen nur zwei periphere Kerne in der einheitlichen, ungefurchten Plasmamasse. Sodann gewahrt man noch im Inneren einige Kerne, unter ihnen einen recht großen, die eben so wie die anderen unregelmäßig vertheilt liegen, und zwei sich im Plasma verlierende Furchungslinien.

Fast dieselben Vorgänge hat BRAUER bei *Tubularia mesembryanthemum* beobachtet (12, p. 567). Nach ihm findet dort eine Kerntheilung statt, ohne dass diese gleich von einer Zelltheilnng begleitet wird. Erst nachdem die Zahl der Kerne auf sechzehn oder auch mehr gestiegen ist, beginnt die Theilung. Die Kerne liegen zunächst nur in der einen Hälfte des Eies und in der Mehrzahl peripher, was BRAUER damit erklärt, dass hier der Furchungskern lag und die Kerne nun hier liegen blieben. Des Weiteren äußert er (12, p. 567 und 568): »Am Richtungskörperpole beginnt die Abfurchung des Eies. Die Kerne rücken allmählich an die Peripherie, und um sie schnürt sich eine meist ziemlich gleich große Plasmamenge ab. Zwischen diesen kleinen und der einen großen, noch ungetheilt bleibenden, mehrkernigen Zelle tritt frühzeitig eine kleine Furchungshöhle auf. Die Kerne der großen Zelle scheinen in einzelnen Fällen sich auch nach Beginn der Abfurchung noch weiter zu theilen, da man Theilungsfiguren findet. Die Bildung kleiner Blastomeren setzt sich an der Peripherie weiter fort, und der Process umgreift mehr und mehr die große Zelle, so dass ein Ei auf diesem Stadium ganz das Bild einer Umwachsung der großen durch kleine Zellen, wie es CIAMICIAN angiebt, gewährt. Eine solche tritt aber niemals ein. Wenn nämlich die Zahl der Kerne sich bis auf wenige verringert, und die große Zelle selbst an Größe verloren hat, so beginnt auch sie sich zu theilen, und zwar in der Längsrichtung, so dass die Theilstücke auch Blastomeren werden. Es lassen sich dann Anfangs noch mehrere große Zellen auf der einen Seite des Embryos unterscheiden, durch weitere Theilung verliert sich die Verschiedenheit in der Größe.«

Ganz ähnlich, wie es BRAUER in diesen Worten für *Tubularia* schildert, gestaltet sich der gesammte Entwicklungsgang auch beim *Clava*-Ei. Eine Furchungshöhle freilich, wie dort, kommt hier eben

so wenig als bei der regelmäßigen Furchung, was weiterhin noch des Näheren erörtert werden wird, zur Ausbildung. Ich möchte bei dieser Gelegenheit noch Veranlassung nehmen, an einen verwandten Vorgang in der Pflanzenwelt zu erinnern, und zwar an die »freie Kerntheilung und Vielzellbildung«, welche dort besonders charakteristisch in den Embryosäcken der Phanerogamen auftreten. Letztere verhalten sich allerdings in so fern abweichend, als hier erst die Zellgrenzen auftreten, nachdem sich die definitive Anzahl der Kerne gebildet hat.

Beim regelmäßigen Furchungsverlaufe ist die dritte Furche eine äquatoriale, steht also senkrecht zu den beiden ersten. In Fig. 33 ist ein Schnitt durch ein achtzelliges Entwicklungsstadium abgebildet. Da derselbe die Blastomeren nicht alle in ihrem größten Durchmesser getroffen hat, zeigen die letzteren relativ beträchtliche Differenzen in ihrer Größe, wie sie in Wirklichkeit nicht vorhanden sind. Eine Furchungshöhle besteht nicht. In der Mitte liegt vielmehr ein quergetroffener Fortsatz von einer im Bilde nicht sichtbaren Blastomere, der zur Vermittelung ihres Kontaktes mit den Nachbarzellen dient. Der Verlauf der dritten Furche wie auch der der anderen lässt sich an dieser Abbildung nicht verfolgen, um so besser aber in einem mir zur Beobachtung gelangten zwölfzelligen Stadium, welches in Fig. 34 skizzirt ist. Es hält nicht schwer, zu erkennen, dass die dritte Furche die vier ersten Blastomeren (a_1 b_1 a_2 b_2) gleichmäßig halbirt hat (a'_1 a''_1 b'_1 b''_1 a'_2 a''_2 b'_2 b''_2). Auch die vierte Furchung, die wieder in meridionaler Richtung verläuft, hat sich bereits vollzogen und die gegenüberliegenden Blastomerenpaare $b'_1 + b''_1$ $a'_2 + a''_2$ in ungleiche Hälften zerlegt ($b'_1\alpha$ $b'_1\beta$ $b''_1\alpha$ $b''_1\beta$ $a'_2\alpha$ $a'_2\beta$ $a''_2\alpha$ $a''_2\beta$).

Ich wies schon bei der zweiten Furche auf das ungleichzeitige Auftreten derselben in den beiden ersten Zellen hin und darf wohl daraus, als auch aus einer gewissen Formveränderung der Zellen a'_1 und a''_1 im Besonderen schließen, dass an den letzteren fast gleichzeitig mit der fünften Furche die Theilung in meridionaler Richtung eintreten müsse, und dass etwas später auch die gegenüberliegenden Zellen b'_2 und b''_2 sich meridional furchen dürften. Eben so wie sich während der zweiten Furchung eine festere Verbindung zwischen je zwei solchen Zellen, die von verschiedenen Blastomeren des zweizelligen Stadiums herstammen, bemerkbar macht, tritt bei der vierten und fünften Furche ein innigerer Zusammenhalt der Blastomeren des achtzelligen Stadiums in der äquatorialen Furchungsebene hervor. Im Übrigen erfolgt eine ziemlich unregelmäßige und recht beträchtliche Verschiebung der Blastomeren gegen einander. Doch dürfte diese

hier weniger einer aktiven Zellbewegung zuzuschreiben sein, sondern vielmehr ihre Ursache darin finden, dass die Eier, welche ja gewöhnlich zu mehreren in einem Gonophor liegen, wie es auch in vorliegendem Stadium der Fall war, sich gegenseitig bei der Abfurchung behindern und dadurch eine Verlagerung einzelner ihrer Blastomeren hervorrufen. Ich habe Fälle gesehen, wo die Dislokationen so beträchtliche waren, dass sich überhaupt nicht mehr konstatiren ließ, welche Zellen zusammengehörten, resp. aus den letzten Theilungen hervorgegangen waren.

Zur Ausbildung einer Furchungshöhle kommt es auch beim sechzehnzelligen Stadium nicht, wie Mittelschnitte lehren. Bei dem in Fig. 35 gezeichneten Embryo ist eine Zelle mit einem spitzen, kegelförmigen Fortsatz zwischen zwei anderen eingekeilt. Dieses darf zu der Annahme veranlassen, dass auch hier eine mehr oder weniger große Verschiebung der Blastomeren vorgelegen hat. Denn letztere verbinden sich allgemein, worauf schon hingewiesen wurde, inniger in einer anderen Ebene, als in der die letzte Theilung erfolgte. Wenn nun zur selben Zeit noch eine Dislokation stattfindet, so erklärt es sich leicht, dass auf diese Weise solche Bilder zu Stande kommen. In der Mitte ist noch ein anderer Zellfortsatz quergetroffen, der einer im Bilde nicht sichtbaren Blastomere angehört.

Nach dem sechzehnzelligen Stadium lassen sich die Furchen nicht mehr mit Sicherheit verfolgen. Die Blastomeren treten von da ab allgemein in innigeren Kontakt, so dass die Oberfläche des Keimes nahezu glatt erscheint und der Embryo wieder eiförmige Gestalt erlangt, so wie es das in Fig. 36 abgebildete achtzehnzellige Stadium zeigt. Die Furchen machen sich hinfort nur als seichte Einschnürungen an der Oberfläche geltend. Dasselbe bekundet auch das in Fig. 37 dargestellte dreißigzellige Furchungsstadium.

Vom sechzehnzelligen Stadium ab etwa erfolgt die Theilung der Zellen nicht mehr allein in radiärer Richtung, sondern auch in tangentialer, parallel zur Oberfläche. So treffen wir in einem zweiunddreißigzelligen Stadium, wovon Fig. 38 einen durch die Hauptachse geführten Schnitt zur Anschauung bringt, bereits einen mehrschichtigen, soliden Keim an. Wesentliche Unterschiede in der Größe sind zwischen den äußeren und inneren Zellen nicht wahrzunehmen, und beide Zellarten sind von polyedrischer Gestalt. Es liegt hier eine typische Morula vor. Während eine periphere Zelle eine radiär gestellte Spindel besitzt, sind die Kernspindeln von zwei anderen, größeren Blastomeren tangential eingestellt. Die Theilungen verlaufen also gleich-

zeitig an verschiedenen Zellen der Oberfläche in beiden Richtungen. Eine andere Zelle fällt dadurch auf, dass sie in ihrem peripheren Abschnitte im Gegensatz zu ihrem centralen außerordentlich schmal ist, so dass sie den Verdacht erwecken kann, als ob sie im Begriff gestanden hätte, den Verband mit ihren Nachbarzellen aufzugeben und ins Innere zu wandern. Ich kann dieses um so mehr mit Recht annehmen, da ich solchen wandernden Zellen mehrfach begegnet bin. In Fig. 39, welche einem schon etwas älteren Stadium entnommen ist, habe ich eine derartige Zelle gezeichnet. Dieselbe reicht nur noch mit einem ganz feinen, spitzen Fortsatz an die Oberfläche und würde sich bald vollends zurückgezogen haben. Eine andere Zelle, die vielleicht auf demselben Wege ins Innere gelangt ist, zeigt sich in Theilung begriffen, und auf einer Seite ist bereits eine geringe Einschnürung aufgetreten.

Eben so wie die Quertheilung der äußeren Zellen ist auch die Einwanderung nicht auf einen bestimmten Ort beschränkt, sondern sie findet vielmehr überall statt; beide Vorgänge erweisen eine multipolare Entodermbildung.

In Fig. 40 ist ein mittlerer Schnitt durch ein Stadium gegeben, wo die Zahl der Zellen schon recht beträchtlich angewachsen ist. Auch hier macht sich noch keine Differenzirung irgend welcher Art zwischen den Zellen der peripheren und centralen Schicht geltend. Da in beiden Zellarten die Theilungen in gleicher Weise fortfahren, können sich keine erheblichen Größenunterschiede ausbilden. Die inneren Zellen erhalten andauernd von den äußeren her Zugang, wie beispielsweise eine mit einer senkrecht zur Oberfläche gestellten Kernspindel versehene Zelle zeigt, so dass es zur Entstehung von etwaigen Lücken im Inneren nicht kommen kann. Der vielzellige, solide Keim sitzt zu dieser Zeit dem stark reducirten Spadix eben so wie das reife Ei mit einer Längsseite auf.

Fig. 41 ist die Abbildung von einem Totalpräparat eines etwas älteren Stadiums und zeigt noch die ähnlichen Vorgänge, wie sie eben geschildert worden sind. Auf dieser Entwicklungsphase etwa beginnt eine Differenzirung sich bemerkbar zu machen, indem die Zellen der äußeren Schicht die polyedrische Form verlieren und in eine cylindrische, beziehungsweise prismatische übergehen. Gleichzeitig mit dieser Gestaltveränderung der peripheren Zellen macht sich an ihrer Basis an allen Stellen des Keimes eine zunächst noch schwache und wellenförmig verlaufende Abgrenzung gegen die inneren Zellen hin geltend. Bald prägt sich dieselbe deutlicher aus, nimmt

einen glatten Verlauf an und erscheint als eine feine Membran. Sie, die zukünftige Stützlamelle, zerlegt den soliden Keim in die beiden primären Keimblätter, ein einschichtiges Ektoderm und ein vielschichtiges, solides Entoderm.

Fast zu gleicher Zeit mit dem Auftauchen der Stützmembran bilden sich an dem nunmehr zweischichtigen Keime, ohne dass dieser sich wesentlich in die Länge streckt, ein breiter und ein spitzerer Pol aus, die nicht nur in ihrer Gestalt sondern auch in der Beschaffenheit ihrer Ektodermzellen von einander differiren. Hiermit ist der Übergang zur Entwicklung der Planula gegeben. Aus dem breiten Pol entsteht später der Sinnespol und aus dem schmäleren der Mundpol. Einen mittleren Längsschnitt durch ein solches Stadium bringt Fig. 42 zur Anschauung. Die Zellen des Ektoderms, welche in der Mehrzahl cylindrisch gestaltet sind, unterscheiden sich von denen des Entoderms nicht mehr allein durch ihre Gestalt sondern auch ihre geringere Größe, woraus sich schließen lässt, dass sie sich in größerem Umfange getheilt haben müssen als jene. Zwischen den cylinderförmig gestalteten Zellen, die alle möglichen Übergangsformen von hohen, schmalen Prismen am Sinnespol (*Sp*) bis zu niedrigen, nahezu kubischen am Mundpol (*Mdp*) aufweisen, liegen kleine, kegelförmige Zellen, die einen kleineren Kern enthalten und mit breiter Basis der Stützlamelle aufsitzen, aber mit der Spitze die Oberfläche des Embryos nicht mehr erreichen. Es sind die interstitiellen Zellen, die zu dieser Zeit zahlreicher auftreten und sich auch hinfort noch theilen und vermehren (*I-Z*). Sie gehen aus den gewöhnlichen Ektodermzellen hervor, nachdem diese sich in den verschiedensten Richtungen getheilt haben. Außer Längstheilungen, die natürlich nicht aufhören, kommen Theilungen in schräger Richtung vor, wie sie z. B. Fig. 42 *a* zeigt, wo eine Zelle in die Tiefe gerückt ist und sich abgerundet hat, wodurch sie gleichzeitig ihre Nachbarzellen durch ihren Druck derartig verändert hat, dass letztere, wo sie mit jener in Berührung kommen, eine runde Aushöhlung erhalten haben. Auch ungleiche Zelltheilungen lassen sich beobachten, wobei das kleinere Theilungsprodukt an die Stützlamelle zu liegen kommt (Fig. 42 *b*). Andere Zellen wiederum theilen sich in der Querrichtung (Fig. 42 *Ektz'*), so dass ihre eine Hälfte an der Stützlamelle liegen bleibt (*Ektz''*). Die so in der Tiefe des Ektoderms entstandenen Zellen dringen zu einem Theil, indem sie ein keilförmiges Aussehen annehmen, mit einem spitzen Fortsatz nach der Oberfläche zu vor und verwandeln sich allmählich zu gewöhnlichen, cylinderförmigen Ektodermzellen

(*Ektz'''*). Der andere Theil bleibt in der Tiefe liegen und schickt sich zu einer außerordentlich regen Theilung an, so dass daraus sehr kleine, von den übrigen in ihrer Größe erheblich abweichende Zellen entstehen. Ich habe in einzelnen Fällen ganze Nester von solchen angetroffen, die eben erst aus der Theilung hervorgegangen, theilweise sogar noch darin begriffen waren. Zu zweien trifft man sie häufig an (*I-Z'*). Sie entstehen gleichmäßig im ganzen Ektoderm.

Die Zellen des Entoderms, welches nun vom Ektoderm durch eine deutliche Stützmembran getrennt ist (Fig. 42 und 42 *a* und *b*, *St*), sind durchweg gleich groß und zeigen sämmtlich polyedrische Gestalt. Auch in ihnen schreitet die Theilung, wenn zwar auch nicht so lebhaft wie im Ektoderm, fort, wie ihre verschiedenen Kernfiguren lehren (Fig. 42). Sowohl im Entoderm wie im Ektoderm liegen die Dotterkugeln zu dieser Zeit nicht mehr so dicht im Zellplasma wie zuvor in den jüngeren Stadien: im Übrigen aber sind sie noch überall gleichmäßig vertheilt.

4. Entwicklung der Planula.

Nach der Ausbildung der beiden Körperpole findet allmählich eine stärker ausgeprägte Längsstreckung des Embryos statt, in der Weise, dass die Entfernung zwischen dem Mundpol, der sich mehr und mehr verjüngt, und dem Sinnespol immer größer wird, so dass die Planula kurz vor dem Verlassen des Gonophors etwa drei- bis viermal so lang als breit ist; sie misst dann durchschnittlich 180 bis 200 μ in ihrer Längsachse. In den Fig. 43 und 44, welche axiale Längsschnitte durch verschiedenaltrige Planulae darstellen, erscheint das ältere Stadium (Fig. 44) nur unbedeutend länger als das jüngere (Fig. 43), was sich daraus erklärt, dass es sich aus einem kleineren Ei als jenes entwickelt hat. Sein relativ stärkeres Wachsthum in der Richtung der Hauptachse kommt unverkennbar zum Ausdruck, denn während das jüngere nur zweimal so lang als breit ist, übertrifft der Längsdurchmesser des älteren seinen Querdurchmesser um gut das Dreifache. Bevor die Planula ins Freie tritt, umgiebt sie sich mit einem Wimperkleid, und es entsteht in ihrem Inneren eine auch bei äußerer Ansicht des Totalpräparates sichtbare Gastralhöhle (Fig. 44).

a. Ektoderm.

Wie schon des Näheren ausgeführt wurde, entstehen nahezu gleichzeitig mit der Differenzirung der beiden Keimblätter die inter-

stitiellen Zellen, so dass das Ektoderm sich schon frühzeitig aus zwei Zellarten zusammensetzt. Die interstitiellen Elemente werden jedoch niemals so zahlreich, dass sie eine eigene, zusammenhängende Schicht bilden, wie es beispielsweise nach BRAUER (12, p. 574) bei *Tubularia mesembryanthemum* der Fall ist. Bei der weiteren Entwicklung des Embryos nimmt der Dotter allmählich im Ektoderm immer mehr ab, die Zellen werden protoplasmareicher und in Folge der anhaltenden Theilung kleiner. Alsbald gesellen sich noch zwei neue Elemente, Drüsenzellen und Nesselzellen, hinzu (Fig. 43 *Drz.Nz*).

Die Drüsenzellen sind große, becherförmige, helle Zellen, die ein schleimiges Sekret enthalten und kommen im gesammten Ektoderm, aber gleich von Anfang an am zahlreichsten am Sinnespol (*Sp*), vor. Die Nesselzellen gehen aus interstitiellen Elementen hervor und finden sich gleichfalls überall, am Sinnespol freilich seltener. Es sind daher von nun an aus einander zu halten: schmale, cylinderförmige und protoplasmareiche Zellen mit mittelständigem und mehr oder weniger ovalem Kern, die sich zu einem gleichmäßigen Deckepithel anordnen und die Grundmasse des Ektoderms bilden, breitere, nicht tingirbare Drüsenzellen mit basalem Kern, interstitielle Zellen und Nesselzellen.

Der Schwund des Dotters in den Ektodermzellen erfolgt allgemein nicht gleichmäßig an allen Stellen, sondern in der Weise, dass er in den peripheren Zellenden beginnt und sich allmählich nach der Stützmembran zu fortsetzt. In den Deckepithelzellen, die sich in dem Grade, wie der Dotter in ihnen abnimmt, in Folge der Protoplasmazunahme intensiver färben, prägt sich dies Verhalten auf etwas älteren Stadien, wo die äußere Hälfte schon vollkommen dotterfrei sein kann, während die innere noch zahlreiche Dotterkörnchen enthält, besonders charakteristisch aus (Fig. 44 *a*, *Ekt*). Der Sinnespol eilt in diesem Vorgange dem übrigen Ektoderm etwas voraus (Fig. 43 und 44 *Sp*).

Je länger der Embryo wird, und je größere Unterschiede in der äußeren Gestalt der beiden Pole auftreten, desto schärfer werden auch die histologischen Differenzirungen im Ektoderm. Am Sinnespol nimmt die Zahl der Drüsenzellen, die sich vor denen anderer Körpertheile durch besondere Größe und Höhe auszeichnen, außerordentlich zu, und diese treten gegenüber den Epithelzellen, die gleichzeitig dünner und länger werden, immer mehr in den Vordergrund, so dass letztere schließlich nur noch als ganz schmale, mit einem in der Mitte gelegenen, länglichen und zusammengepressten

Kern versehene Stützzellen erhalten bleiben (Fig. 43 und 44 *Sp*). Interstitielle Zellen finden sich hier im selben Verhältnis wie überall, die Nesselzellen aber sind, wie schon hervorgehoben, spärlicher.

Nach dem Mundpole zu werden die am Sinnespol noch sehr hohen Epithelzellen, die man wohl auch, da sie späterhin die Deckzellen des heranwachsenden Thieres liefern, als solche bezeichnen kann, ganz allmählich niedriger, und die Drüsenzellen, die hier seltener vorkommen, vertheilen sich ziemlich gleichmäßig zwischen ihnen. Die Deckzellen, deren Kerne mit zunehmendem Alter immer mehr oval werden, theilen sich jetzt nur noch vorwiegend in der Längsrichtung, wobei sie häufig in ähnlicher Weise, wie es Seeliger bei den Crinoidenlarven beobachtet hat (41, p. 188), an die Oberfläche rücken und sich dort kugelig abrunden (Fig. 43 und 43 *a*). Dadurch werden die Nachbarzellen, indem sie dem Drucke der sich theilenden Zelle nachgeben, entsprechend deren Kugelform ausgehöhlt. Die aus der Kugelzelle hervorgehenden Tochterzellen dringen mit einem Fortsatz zur Stützlamelle vor und nehmen allmählich wieder Cylinderform an, zu welcher auch die in ihrer Gestalt durch die sich theilenden, abgerundeten Zellen beeinflussten Nachbarelemente nach und nach wieder zurückkehren. Etwa gleichzeitig mit dem Erscheinen der Gastralhöhle sondern die Deckzellen an ihrer Basis longitudinal verlaufende Muskelfibrillen ab (Fig. 44 *a* und 44 *b*).

Eben so wie die Deckzellen werden auch die Drüsenzellen in der Nähe des Mundpols niedriger; sie sind prall mit schleimigem Sekret angefüllt, so dass sie stellenweise, vor allen Dingen dort, wo die Zellen weniger hoch sind, sich nach außen hin vorwölben (Fig. 44 *Drz*). Von den interstitiellen Zellen, die sich durch Theilung weiter vermehren (Fig. 43 *I.Z*), erzeugen viele in ihrem Inneren Nesselkapseln und wandern dann zwischen den anderen Ektodermzellen zur Oberfläche empor (Fig. 43, 44, 44 *a* und 44 *b*, *Nz*).

Am Mundpole prägt sich ein im Laufe der Entwicklung immer stärker werdender Gegensatz zum Sinnespole aus, indem die Zellen hier anhaltend niedriger und gleichzeitig breiter werden, so dass sie kurz vor dem Ausschlüpfen der Planula breiter wie hoch sind (Fig. 44 *Mdp*). Die anderen beiden Zellarten sind hier ebenfalls vertreten (Fig. 43 *Mdp*).

b. Entoderm.

Die Zellen des soliden Entoderms vermehren sich zwar noch in der bereits polar differenzirten Larve und werden kleiner; es geschieht

das aber nicht in dem gleichen Umfange wie im Ektoderm. Auch die Abnahme des Dotters erfolgt hier langsamer und in einer anderen Weise.

Nachdem sich die Planula etwas gestreckt hat, und im Ektoderm bereits die verschiedenen Zellarten zur Ausbildung gelangt sind, beginnen in der Mitte des Entoderms die Zellen nach der Peripherie zu wandern, indem sie dabei fast ihren ganzen Dottergehalt einbüßen und zurücklassen, so dass eine nahezu kernlose Dottersäule entsteht, die von einem zum anderen Pole hinzieht (Fig. 43). Es sind nur wenige Zellen, denen die Wanderung aus diesem Bereiche nicht gelingt, und die dann ganz dem Untergange verfallen. Von jetzt ab sind im Entoderm zwei Zellarten zu unterscheiden: Unmittelbar an der Stützlamelle gelegene, in ihrem Dottergehalt unverändert gebliebene, größere Zellen, welche bereits zu dieser Zeit einen etwas größeren Kern wie die Ektodermzellen enthalten, säulenartig in die Höhe wachsen und sich zu einem einschichtigen Epithel anordnen; kleinere, dotterarme Zellen, welche neben ersteren eine mehrschichtige Lage nach der Mitte zu bilden, und deren centrale Reihe Anfangs keine scharfe Abgrenzung gegen die Dottersäule hin zeigt.

In der zellenlosen Dottermasse tritt sodann eine schnelle, am Sinnespol (Fig. 43 *Sp*) beginnende Verflüssigung ein, die zur Bildung der Gastralhöhle führt. Nach BRAUER (12, p. 574) findet die Bildung der letzteren bei *Tubularia mesembryanthemum* in ähnlicher Weise statt. Jedoch sollen sich dort, wie er angiebt, die ganzen Zellen verflüssigen, während hier die Mehrzahl derselben ihre Existenz behält. Viele der kleinen, peripherwärts gewanderten Zellen bilden Nesselkapseln in ihrem Inneren; bisweilen geschieht dies in außerordentlich großem Umfange (Fig. 44 *a*, *Nz*). Das Entoderm schreitet in der Umbildung zu einer einschichtigen Zelllage immer weiter vor, indem die kleinen Zellen zwischen die hohen eindringen, während dessen manche von ihnen sich noch theilen (Fig. 44 *b*, *Ent*), und so im weiteren Verlaufe der Entwicklung zu einem Epithel führen, das sich aus hohen, protoplasmaarmen, hellen Zellen mit großem, rundem Kern zusammensetzt. Die Einschichtigkeit tritt zu allererst an den beiden Polen auf, und zwar erscheinen die Entodermzellen am Mundpole im Gegensatze zu denen des Sinnespols beträchtlich kleiner (Fig. 44 *Mdp*, *Sp*). In der Dotterabnahme, die sich von nun an bemerkbarer macht, eilt auch hier, eben so wie im Ektoderm, der Sinnespol dem übrigen Entoderm etwas voraus, indem dort sich eine direkt an der Stütz-

lamelle verlaufende und sich seitlich nach dem Mundpole zu ausbreitende, dotterlose Zone zunächst ausbildet (Fig. 44 *Sp*).

5. Die freie Planula.

Da die Eizellen eines und desselben Gonophors, wie ich schon bei der Beschreibung der Entwicklung der Eizelle erwähnte, in ihrer Ausbildung immer gleich weit vorgeschritten sind, gelangen sie auch gleichzeitig zur Reifung, Befruchtung und weiteren Entwicklung bis zur Planula, so dass die Larven, wenn mehrere in einem Gonophor gelegen sind, zu gleicher Zeit ausschwärmen. Von der Befruchtung bis zu diesem Momente vergehen etwa sechs Tage. Die Larven durchbohren alsdann, indem sie sich im Gonophor zu bewegen anfangen, wozu die gut entwickelte Längsmuskulatur sie befähigt, die dünne Gonophorenhülle und treten mit dem Sinnespol voran ins Wasser. Hier gleiten die rosafarbenen Planulae langsam und wurmartige Bewegungen ausführend am Boden dahin. Dabei schieben sie den nach allen Seiten hin beweglichen Sinnespol gleichsam als dicken, wulstigen Kopf tastend voraus, wobei sie sich derartig ausstrecken können, dass sie acht- bis neunmal so lang als breit werden und ziehen dann vermöge ihrer Längsmuskulatur, sich wieder verkürzend, den hinteren Körpertheil nach. So wandern sie am Boden hin und her, indem sie dabei die mannigfaltigsten Bewegungen ausführen. Bald sind sie leicht gekrümmt (Fig. 45 *a* und 45 *b*), bald geschlängelt (Fig. 45 *c*); dann wieder rollen sie sich spiralig ein (Fig. 45 *d*). Ja häufig sogar heben sie die ganze vordere Körperhälfte vom Boden empor und führen den Sinnespol wie suchend in dem sie umgebenden Wasser nach den verschiedensten Seiten hin und her, wobei gelegentlich, wenn sie sich gleichzeitig aufrollen, ihr vorderer Körpertheil auf den hinteren zu liegen kommen und eine Schleife entstehen kann (Fig. 45 *e*).

Schon Allman beobachtete die außerordentliche Kontraktilität der Planulae und äußert (1, p. 245), dass sie sich bisweilen so stark krümmen, dass ihre beiden Enden in Berührung gebracht werden. Die von Allman bei der schwärmenden Planula gesehenen und auch in seinen Abbildungen wiedergegebenen Cilien (1, Pl. I, Fig. 8) sind bei dem in Sublimat konservirten Material nicht sichtbar. Die Planulae sind an ihrer Körperoberfläche über und über mit einem klebrigen Schleim bedeckt, in Folge dessen beim Konserviren etwaige in den dazu dienenden Flüssigkeiten befindliche Fremdkörperchen leicht an ihnen haften bleiben.

a. Ektoderm.

Der in Fig. 46 abgebildete, mittlere Längsschnitt durch eine Planula gehört einem Individuum an, welches sich gerade im Zustande der Bewegung befunden hat, als es abgetödtet wurde: daher die leichte Krümmung des Körpers. Zwischen den langen Stützzellen des außerordentlich drüsenreichen Sinnespols (*Sp*) fallen einige spindelförmig gestaltete Zellen (Fig. 46 *a*, *Sz*) auf, die ich als Sinneszellen ansprechen möchte, wie sie an diesem Pole auch bei Larven anderer Hydroiden beobachtet worden sind. Solche hier zu suchen, ist um so mehr gerechtfertigt, als die Planula, wie wir gesehen haben, während des Kriechens die geschicktesten Bewegungen macht, wobei sie stets den Sinnespol tastend voranführt. Man könnte aus diesem Grunde auch noch anderweitige nervöse Elemente, Ganglienzellen, am Sinnespol erwarten, die ich jedoch auch mit den stärksten Systemen nicht habe sicher nachweisen können.

Während die Zellen am Sinnespol durch die Bewegungen der Planula keinerlei Beeinträchtigung in ihrer Gestalt erfahren, werden die Deckzellen und Drüsenzellen des übrigen Ektoderms bei der Ausstreckung der Larve breiter und zu gleicher Zeit niedriger, wobei der ovale Kern der ersteren in eine runde Gestalt übergeht und ein recht schroffer Gegensatz in der Höhe der Zellen zwischen Sinnespol und dem übrigem Körper entsteht. Andererseits macht sich wiederum, wie schon bei der noch nicht ausgeschlüpften Larve, eine allmähliche Höhenabnahme des Epithels nach dem Mundpole zu geltend, wo die Zellen jetzt auffallend niedrig und im Allgemeinen auch kleiner erscheinen. Am schönsten kommt das Breiterwerden der Zellen zum Ausdruck an den Drüsenzellen, die jetzt im Gegensatz zu denen des Sinnespols ihren schleimigen Inhalt entleeren, so dass sie zum Theil anstatt nach außen vorgewölbt, wie sie es früher waren, nach innen eingekrümmt sind (Fig. 46 *Drz*).

Die Dotterkörnchen sind am Sinnespol nur noch recht spärlich, nach dem Mundpole zu dagegen noch zahlreicher; eine weitere Abnahme seit dem Verlassen des Gonophors macht sich freilich auch hier bemerkbar. Von den Nesselzellen haben schon viele die Oberfläche erreicht, wo sie zwischen den Epithelzellen so eingekeilt sitzen, dass das mit dem Cnidocil versehene Ende der länglich-ovalen Kapsel, welche entweder senkrecht oder häufig auch schräg zur Peripherie steht, nach außen gerichtet ist. Mehrfach habe ich gesehen, dass sie schon zum Schutze der wandernden

Larve ihre Nesselfäden gegen deren Feinde ausgeschleudert hatten (Fig. 46 *Nz*).

b. Entoderm.

Der bereits vor dem Ausschlüpfen der Planula erkennbare, polare Unterschied der Entodermzellen, nicht nur in der Höhe, sondern auch in der Gesammtgröße, macht sich jetzt noch deutlicher geltend, und es erscheinen die Zellen am Sinnespol recht bedeutend größer und höher wie am Mundpol. Zwischen den beiden Extremen findet von einem Pol zum anderen ein ganz allmählicher und gleichmäßiger Übergang in den hellen und säulenförmigen Zellen des Entoderms statt (Fig. 46). Die dotterfreie Zone, welche kurz vor dem Austritt der Larve aus dem Gonophor am Sinnespol auftritt, hat sich nunmehr in der ganzen Peripherie des Entoderms an der Stützlamelle entlang ausgedehnt, so dass sie selbst am Mundpol zu bemerken ist. Es erfolgt also auch hier, in ähnlicher Weise wie im Ektoderm, dem gegenüber das Entoderm noch relativ dotterreich ist, der Schwund des Dotters in centripetaler Richtung, indem er in dem peripheren Abschnitte der Zellen beginnt und sich nach dem centralen Theil zu fortsetzt. Gleichwohl sind aber auch jetzt noch die Zellen des Sinnespols eben so wie früher und ähnlich wie im Ektoderm den übrigen Zellen in der Dotterabnahme voraus. Aus dem Umstande, dass sowohl Entodermzellen wie Ektodermzellen nach dem Mundpole zu immer kleiner werden und auf früheren Stadien in der Mundpolhälfte der Larve die meisten Zelltheilungen in beiden Keimblättern anzutreffen sind, möchte ich folgern, dass das Längenwachsthum der Planula hauptsächlich auf einer Streckung der oralen Region beruht.

Die kleinen, bei der Bildung der Gastralhöhle entstandenen Zellen sind jetzt zum größten Theil zwischen die hohen Epithelzellen des Entoderms eingedrungen; nur einzelne liegen noch an der Spitze der letzteren und ragen in die Gastralhöhle hinein. Die Mehrzahl von ihnen hat Nesselkapseln in ihrem Inneren erzeugt, die in den verschiedensten Entwicklungsstadien anzutreffen sind und zwischen den Epithelzellen, zum Theil mehr nach der Leibeshöhle zu, zum Theil nahe der Stützlamelle, ja sogar an derselben liegen. Andere der kleinen Zellen, die sich nicht zu Nesselzellen differenzirt haben, theilen sich noch, während sie zur Stützlamelle hinwandern, wie ich dieses schon auf dem vorigen Stadium (Fig. 44 *b*) festgestellt habe. Des Weiteren kommen bereits zu dieser Zeit gelegentlich Körnchen-Drüsenzellen vor (Fig. 46 *K-Drz*).

Nicht selten habe ich Nesselzellen so in der Stützlamelle liegend angetroffen, dass sie ganz den Eindruck erweckten, als ob sie im Begriffe gestanden hätten, aus dem äußeren ins innere Blatt überzutreten (Fig. 46 *b*, *Nz*). Was mich in meiner Vermuthung, dass hier wirklich ein Durchsetzen der Stützlamelle stattfindet, bestärkt, ist der Thatbestand, dass ich mehrfach auch bei älteren Hydranthen Nesselzellen in der Stützlamelle steckend gefunden habe. Da die letztere dort sehr breit ist, liegen die Nesselzellen dann mit ihrem ganzen Körper in derselben.

6. Festsetzung und weitere Entwicklung der Larve.

Nach einer kurzen, nicht genau anzugebenden Schwärmzeit setzen sich die Larven mit dem breiten Sinnespole fest, wozu sie auch im Aquarium mit Vorliebe Fucus oder auch Blätter von anderen Pflanzen wählen und verlieren ihr Wimperkleid. Einzelne Individuen gelangten auch am Boden des Aquariums zur Festsetzung. Es erfolgt dann eine starke Verkürzung in ihrer Längsrichtung, wobei sie sich zugleich am Sinnespol abplatten und in einen innigen und festen Kontakt mit ihrer Unterlage treten, so dass sie etwa die Gestalt eines Maulwurfshügels erhalten (Fig. 47).

Nach der Abplattung streckt sich die Larve wieder in die Länge, im Inneren bildet sich eine deutlichere und geräumigere Gastralhöhle aus, und alsbald beginnen am freien Ende, etwa zu gleicher Zeit mit dem Auftreten der Mundöffnung, die ersten Tentakel zu sprossen (Fig. 49). Ihre Anlage erfolgt in der von ALLMAN (1, p. 245) beschriebenen Weise, indem zunächst ein Wirtel von vier Tentakeln entsteht und gleich darauf ein wenig tiefer sich ein zweiter Wirtel von vier Tentakeln erhebt, die in den Intervallen der ersteren liegen. Hinzufügen kann ich noch, dass sich die Tentakel der einzelnen Wirtel nicht ganz gleichmäßig bilden, sondern immer mehr oder weniger ungleichzeitig auftauchen.

Einzelnen Individuen begegnete ich, die sich, ohne sich abgeplattet zu haben, weiter entwickelten und nun ganz locker im Schlamm am Boden des Aquariums saßen. Fig. 50 stellt ein solches Exemplar dar. Der Unterschied in der äußeren Form zwischen diesem und dem in voriger Figur abgebildeten, jungen Polypen ist ein ganz auffallender, und es hält nicht schwer, zu erkennen, dass hier eine unmittelbare Weiterbildung der gestreckten Planula ohne vorhergehende Zusammenziehung erfolgte. Die Basis ist abgerundet, und die Tentakel haben sich nahezu in der Mitte des Körpers angelegt.

a. Ektoderm.

Zu der Zeit, wenn sich die Larve abgeplattet hat, sind die Drüsenzellen im Ektoderm, auch die am Sinnespol verschwunden (Fig. 48 *Sp*). Das Sekret der letzteren dient zu einer innigen Verkittung mit der Unterlage. Vom Dotter sind nur noch vereinzelte Körnchen am Mundpol anzutreffen (*Mdp*). Die schlanken, basalen Epithelzellen besitzen einen länglich ovalen Kern und ähneln in ihrer Gestalt noch sehr den Stützzellen am Sinnespol der Planula. Wie bei dieser macht sich auch jetzt noch ein allmähliches Niedrigerwerden der Epithelzellen nach dem Mundpole zu bemerklich, und gleichzeitig damit werden die Zellen breiter und ihre Kerne kugelähnlicher. Die Nesselkapselbildungszellen haben an Zahl zugenommen; besonders zahlreich liegen sie am distalen Ende. Unter den interstitiellen Zellen zeichnen sich einige durch einen auffallend großen Kern und protoplasmareichen Zellleib aus (*Ukz*), welch letzterer bisweilen pseudopodienartige Fortsätze erkennen lässt (*Ukz'*). Am distalen Ende ist das äußere Blatt an einer Stelle (*Mdp*), derselben, wo auf den Planulastadien das Epithel des Mundpols zusehends flacher und kleiner wird, außerordentlich dünn. Es ist das dieselbe Stelle, an der später die Mundöffnung zum Durchbruch gelangt.

Wenn der Embryo sich weiter vergrößert, verlieren sich, abgesehen vom basalen Theil, allmählich die histologischen Unterschiede an den verschiedenen Stellen des äußeren Epithels. An der Basis erhalten sich auch fürderhin noch mehr oder weniger die hohe Cylindergestalt der Stützzellen und die etwas ovaleren Kerne. Die Verbindung mit der Unterlage ist eine so feste, dass die Zellen bei Bewegungen des Embryos sich nicht loslösen, sondern dem Zuge folgend, sich in ihrer Längsrichtung dehnen, wie dies die Fig. 51 veranschaulicht. Die Abbildung stellt einen mittleren Schnitt durch einen jungen Hydranthen dar, der bereits Mund und acht Tentakel entwickelt hatte und auf einem Blatte saß, mit dem er im Zusammenhang geschnitten wurde. Da er sich nach der rechten Seite hinübergeneigt hatte, sind die Epithelzellen links an der Basis lang ausgezogen. Über der Basis bis zum Munde ist das Epithel fast überall gleichartig und besteht aus nahezu kubischen Deckzellen, die durchweg einen runden Kern enthalten. Auch die spärlichen Dotterkörnchen, welche auf dem eben festgesetzten, abgeplatteten Stadium am distalen Pole sich noch vorfinden, sind zu dieser Zeit verbraucht.

Die Nesselzellen, welche am oralen Theile zahlreicher als am

basalen vorkommen und größtentheils ausgebildete Nesselkapseln enthalten, liegen theils subepithelial, theils an der Oberfläche, wo sie entweder senkrecht oder schräg zur Peripherie zwischen den Epithelzellen sitzen. Die auf dem vorigen Stadium durch ihren großen Kern und plasmareichen Zellkörper auffallenden Elemente unter den interstitiellen Zellen sind jetzt schon häufiger anzutreffen und noch größer wie zuvor. Von ihrem dunkel sich färbenden Zellleibe gehen in der Regel lange Fortsätze aus (Fig. 51 und 51 *a*, *Ukz*), und sie sind als Urgeschlechtszellen anzusprechen. Es sind dieselben Zellen, wie ich sie bei jungen Knospungshydranthen beobachtet habe, und die bereits bei dem Kapitel über »die Entstehung der Geschlechtszellen« zur Sprache gekommen sind.

Die Tentakel, welche, wie schon erwähnt, etwa zu gleicher Zeit mit dem Munde entstehen, legen sich als kleine Höcker an, indem zunächst im Ektoderm eine lebhafte Zellwucherung stattfindet (Fig. 53 *Tt*). Erst dann beginnt die Ausstülpung, in welcher sich die Entodermzellen von vorn herein geldrollenartig anordnen (Fig. 53 *a*). Die jungen Tentakel zeigen bereits an ihrer Spitze einen außerordentlichen Reichthum an Nesselkapseln.

Ich wies bei dem abgeplatteten Larvenstadium auf die stark reduzirte Stelle des äußeren Blattes am Mundpol hin. In Fig. 52, welche einem medianen Längsschnitt durch eine Larve, die eben zwei Tentakel angelegt hatte, entnommen ist, ist dort bereits eine Perforation aufgetreten, indem die Ektodermzellen am distalen Pole (*Mdp*) weit aus einander gewichen sind und den Entodermschlauch, der unverändert geblieben ist, an die Oberfläche treten ließen. Da mir leider nur dieser eine Fall zu Gesicht gekommen ist, lassen sich schwerlich definitive Schlüsse daraus ziehen. Doch darf ich nicht unerwähnt lassen, dass die ganze Larve in der Längsrichtung stark kontrahirt war. Ähnliche Kontraktionen gelegentlich der Mundbildung beschreibt Brauer für *Hydra*. Er äußert darüber (11, p. 201): »Die Keimblätter wurden am distalen Pole merklich dünner, der Embryo kontrahirte sich etwas, und gleichzeitig schoss aus der Mitte jener Stelle eine Masse von Pseudozellen und anderen Gewebstheilen, jenen erwähnten, bei der Bildung der Leibeshöhle entstandenen Zerfallsprodukten, heraus, welche, da bei dieser Form der Embryo ja nicht von der inneren Hülle umgeben ist, in das Wasser abflossen.« Dass bei *Clava squamata* gleichzeitig mit der Kontraktion ein Durchbruch und Abstoßen eines Theils des Entoderms einhergeht, glaube ich nicht, sondern möchte eher annehmen, dass hier die Mundöffnung im

inneren Blatt, nachdem sich das Ektoderm wieder retrahirt hat, durch einfaches Auseinanderweichen der Zellen entsteht. Bei dem in Fig. 51 abgebildeten Hydranthen haben sich die Mundränder nach erfolgter Nahrungsaufnahme wieder an einander gelegt (*Md*). Dass sie vorher geöffnet sein mussten, beweist der am Grunde der Gastralhöhle liegende Fremdkörper.

b. Entoderm.

Bei der Festsetzung und Verkürzung der Planula verschieben sich die Entodermzellen, ausgenommen am Sinnespol, gegen einander, so dass stellenweise, besonders im distalen Abschnitte, ein mehrschichtiges Epithel erscheint (Fig. 48). Auch die dotterfreie Zone, welche sich bei der freischwärmenden Planula an der ganzen Peripherie des Entodermepithels ausgebildet hat, geht hierbei verloren, da die Dotterkörnchen, obwohl ihre Zahl unterdessen eine weitere Abnahme erfahren hat, sich in allen Zellen gleichmäßig im Plasma vertheilen. Aber nichtsdestoweniger lässt sich auch jetzt noch feststellen, dass der Mundpol dotterreicher ist wie der ursprüngliche Sinnespol. Dem äußeren Blatt gegenüher enthält das innere noch verhältnismäßig viel Dotter.

Die Epithelzellen werden durchweg protoplasmareicher und zeigen eine schwache Tinktion mit Hämatoxylin. Die Körnchen-Drüsenzellen, die vereinzelt schon bei der freien Planula auftreten, werden zahlreicher, und zu ihnen gesellt sich noch eine andere Sorte von Drüsenzellen, die einen basalen Kern besitzen und becherförmig gestaltet sind. Diese Becherzellen enthalten in ihrem nach der Gastralhöhle zu gelegenen Theile ein helles Sekret, worin bisweilen ein etwas dunklerer Sekretballen zu beobachten ist (Fig. 48 und 48 *a*, *Drz*). Die Nesselkapseln haben sich verringert. Zwischen den hohen Epithelzellen liegen an der Stützlamelle hier und dort kleine, subepitheliale Elemente (Fig. 48 und 48 *a*, *I-Z*), die meines Erachtens aus jenen kleinen Zellen, welche bei der Gastralhöhlenbildung entstehen, hervorgehen. Wie wir gesehen haben, erzeugen nicht alle von diesen Nesselkapseln, sondern manche von ihnen theilen sich, während sie zwischen den Epithelzellen nach der Stützlamelle zu vordringen, um zu interstitiellen Elementen zu werden.

Bei der weiteren Entwicklung des Embryos ordnet sich das Entoderm wieder zu einem einschichtigen Epithel an, und beim jungen Polypen ist dieses überall ziemlich gleichartig, nur unmittelbar an der Mundöffnung sind die Zellen kleiner (Fig. 51 *Md*). Überhaupt zeich-

net sich die orale Hälfte, als Sitz des stärksten Wachsthums, vor der anderen durch Reichthum an jugendlicheren und daher auch etwas kleineren, plasmareicheren Zellen aus. Schon zu der Zeit, wenn sich die ersten Tentakel bilden, treten am Peristom vier Täniolen im Entoderm auf (Fig. 53). Der Dotter ist jetzt im basalen Theile bis auf ganz vereinzelte Körnchen verbraucht; oben finden sich die Dotterkörnchen noch etwas zahlreicher (Fig. 51 und 53).

Die gewöhnlichen Epithelzellen oder die Nährzellen des jungen Hydranthen gewähren je nach ihrem Alter und ihrer Entwicklung ein wechselndes Aussehen. In den jüngeren ist unmittelbar nach der vollzogenen letzten Zelltheilung das Protoplasma gleichmäßig in der Zelle vertheilt; bei älteren zieht es sich bis auf einzelne Stränge von der an der Stützlamelle gelegenen Wand der Zelle nach der dem Gastralraum zugekehrten Hälfte, in welcher der Kern gelegen ist, zurück; bei noch anderen koncentrirt sich das Zellplasma um den in der Mitte gelegenen Kern und bleibt mit der Zellwand nur durch einige Balken, die den entstandenen hellen Zellsaft in den verschiedensten Richtungen durchsetzen, in Verbindung (Fig. 51 und 51 *a*). Die Drüsenzellen entleeren, sobald der Hydranth Nahrung aufgenommen hat (Fig. 51), ihr Sekret, und zu ihrem Ersatze gehen aus interstitiellen Zellen neue hervor. So sehen wir in Fig. 51 *a* eine junge Körnchen-Drüsenzelle noch an der Stützlamelle liegen (*K-Drz*), während eine andere bereits zwischen den Nährzellen an die Oberfläche gerückt ist (*K-Drz'*). Die Nesselzellen, welche dem Planulastadium gegenüber jetzt nur spärlich sind, enthalten größtentheils ausgebildete Nesselkapseln und sitzen meistens senkrecht oder auch schräg zur Oberfläche zwischen den Epithelzellen, an deren Spitze, so dass ihr Cnidocil in den Gastralraum hineinragt. Einzelne liegen auch etwas tiefer nach der Stützlamelle zu oder auch dicht an ihr (Fig. 51).

Rostock, im Februar 1902.

Litteratur.

1. G. J. Allman, A monograph of the gymnoblastic or tubularian Hydroids. London 1874.
2. L. Agassiz, Contributions to the natural history of the United-States of America. Second monograph. Boston 1862.

3. A. Appellöf, Studien über Actinienentwicklung. Bergens Museums Aarbog 1900. Nr. 1.
4. F. W. Bankroft, Ovogenesis in Distaplia occidentalis Ritter (Ms.), with remarks on other species. Bulletin of the museum of comparative zoology. Vol. XXXV. No. 4. Cambridge 1899.
5. E. v. Beneden, De la distinction originelle du testicule et de l'ovaire etc. Bull. de l'acad. de Belgique. 2. Sér. Tome XXXVII. 1874.
6. —— Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Gand et Leipzig 1883.
7. —— et A. Ney, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride mégalocéphale. Zool. Jahresber. f. 1887.
8. —— Sur la fécondation chez l'Ascaride mégalocéphale (Rectification). Anat. Anzeiger. III. Jahrg. Nr. 4 und 5. 1. Febr. 1888.
9. Th. Boveri, Zellenstudien. Heft III. Über das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper und bei der Befruchtung. Jena 1890.
10. —— Zellenstudien. Heft IV. Über die Natur der Centrosomen. Jena 1901.
11. A. Brauer, Über die Entwicklung von Hydra. Diese Zeitschr. Bd. LII. 1891.
12. —— Über die Entstehung der Geschlechtsprodukte und die Entwicklung von Tubularia mesembryanthemum Allman. Ebenda.
13. J. Ciamician, Zur Frage über die Entstehung der Geschlechtsstoffe bei den Hydroiden. Diese Zeitschr. Bd. XXX. 1878.
14. —— Über den feineren Bau und die Entwicklung von Tubularia mesembryanthemum. Ebenda. Bd. XXXII. 1879.
15. C. Claus, Studien über Polypen und Quallen der Adria. I. Acalephen. Denkschrift der mathemat.-naturwissenschaftl. Klasse d. Kaiserl. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. XXXVIII. 1877.
16. —— Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung der Medusen. Prag und Leipzig 1883.
17. Fr. Doflein, Die Eibildung bei Tubularia. Diese Zeitschr. Bd. LXII. 1897.
18. O. Hamann, Studien über Cölenteraten. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XV. 1882.
19. —— Die Urkeimzellen (Ureier) im Thierreich und ihre Bedeutung. Ebenda. Bd. XXI. 1887.
20. C. Hartlaub, Beobachtungen über die Entstehung der Sexualzellen bei Obelia. Diese Zeitschr. Bd. XLI. 1885.
21. O. u. R. Hertwig, Die Actinien anatomisch und histologisch, mit besonderer Berücksichtigung des Nervensystems. Jena 1879.
22. C. Ishikawa, Über die Abstammung der männlichen Geschlechtszellen bei Eudendrium racemosum. Diese Zeitschr. Bd. XLV. 1887.
23. —— Über die Herkunft der weiblichen Geschlechtszellen bei Podocoryne carnea Sars. Ebenda. Bd. XLVII. 1888.
24. C. F. Jickeli, Der Bau der Hydroidpolypen. Morphol. Jahrb. Bd. VIII. 1883.
25. H. Jung, Beobachtungen über die Entwicklung des Tentakelkranzes von Hydra. Ebenda.

26. L. Kerschner, Zur Entwicklungsgeschichte von Hydra. Zoolog. Anzeiger. 3. Jahrg. 1880. Nr. 64.
27. N. Kleinenberg, Hydra. Eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. Leipzig 1872.
28. —— Über die Entstehung der Eier bei Eudendrium. Diese Zeitschr. Bd. XXXV. 1881.
29. A. Korotneff, Zur Kenntnis der Embryologie der Hydra. Ebenda. Bd. XXXVIII. 1883.
30. A. Kowalewsky, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mémoires de l'académie impériale des sciences de St. Pétersbourg. VIIe Série. Tome XVI. No. 12. 1869.
31. N. Kultschitzky, Die Befruchtungsvorgänge bei Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXI. 1888.
32. —— Über die Eireifung und Befruchtungsvorgänge bei Ascaris marginata. Ebenda. Bd. XXXII. 1888.
33. R. v. Lendenfeld, Über Cölenteraten der Südsee. IV. Eucopella campanularia nov. gen. Diese Zeitschr. Bd. XXXVIII. 1883.
34. F. Leydig, Beiträge zur Kenntnis des thierischen Eies im unbefruchteten Zustande. Zool. Jahrb. Morph. Abth. Bd. III. 1889.
35. Th. List, Beiträge zur Chemie der Zelle und Gewebe. I. Über die Färbung thierischer Gewebe mit Berlinerblau. Mitth. der Zool. Station Neapel. Bd. VII. 1897.
36. E. Metschnikoff, Embryologische Studien an Medusen. Ein Beitrag zur Genealogie der Primitivorgane. Wien 1886.
37. M. Nussbaum, Über die Veränderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXIII. 1884.
38. J. H. Pillsbury, Development of the Planula of Clava leptostyla. Zool. Jahresber. für 1882.
39. F. E. Schulze, Über den Bau und die Entwicklung von Cordylophora lacustris. Leipzig 1871.
40. O. Seeliger, Über das Verhalten der Keimblätter bei der Knospung der Cölenteraten. Diese Zeitschr. Bd. LVIII. 1894.
41. —— Studien zur Entwicklungsgeschichte der Crinoiden. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. Bd. VI. 1893.
42. J. Thallwitz, Über die Entwicklung der männlichen Keimzellen bei den Hydroiden. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XVIII. 1885.
43. A. Tichomiroff, Zur Entwicklungsgeschichte der Hydroiden. (Russisch.) Nachr. d. k. Ges. der Liebhaber der Naturw., Anthrop. u. Ethn. Moskau 1887.
44. A. Weismann, Über den Ursprung der Geschlechtszellen bei den Hydroiden. Zool. Anz. 3. Jahrg. 1880. Nr. 64.
45. —— Zur Frage nach dem Ursprung der Geschlechtszellen bei den Hydroiden. Ebenda. 1880. Nr. 55.
46. —— Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Jena 1883.
47. —— Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Biol. Centralblatt. Bd. IV. 1885.
48. H. V. Wilson, The development of Renilla. Philos. Trans. Vol. CLXXIV. 1884.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenbezeichnung:

In den Fig. 8—11 bezeichnet *c* eine am Glockenkern, beziehungsweise am Eingang zur Glockenhöhle gelegene Zelle des äußeren Ektoderms; *d* in Fig. 9 ist eine *c* benachbarte Zelle des äußeren Gonophorenblattes. Bei den Totalbildern der jüngeren Furchungsstadien sind die beiden Blastomeren des zweizelligen Stadiums (Fig. 25) mit den Buchstaben *a* und *b*, die Blastomeren der vierzelligen und zwölfzelligen Stadien (Fig. 30, 31, 34) entsprechend ihrer Ableitung von den beiden primären Zellen *a* und *b* durch Zahlen, Striche und Buchstaben des griechischen Alphabets bezeichnet.

Bl, Blastostyl oder Gonophorenstamm;
C, Centrosoma;
Drz, Drüsenzelle;
Eiz, Eizelle;
Ekt, Ektoderm;
Ektz, Ektodermzelle;
Ent, Entoderm;
Entl, Entodermlamelle;
Gknp, Gonophorenknospe;
Glh, Glockenhöhle;
Glk, Glockenkern;
Glm, Glockenmund;
Gsth, Gastralhöhle oder Gastralraum;
I-Z, interstitielle Zelle;
Kb, Keimbläschen;
K-Drz, Körnchen-Drüsenzelle;
Kz, Keimzelle;
Md, Mund;
Mdp, Mundpol;
Mf, Muskelfibrille;
N, Nucleolus;
Nhg, Nahrung;
Nhz, Nährzelle;
Nz, Nesselzelle;
Rk, Richtungskörperchen;
Sp, Sinnespol;
Spd, Spadix;
Spz, Spermatozoon;
St, Stützlamelle;
Sz, Sinneszelle;
Tt, Tentakel;
Ukz, Urkeimzelle.

Tafel VII—IX.

Alle Abbildungen sind mit der Camera lucida entworfen.

Fig. 1. Medianer Schnitt durch einen Gonophorenstamm, der noch keine Gonophorenknospen gebildet hat. 240/1.

Fig. 2. Axialer Längsschnitt durch einen Gonophorenstamm mit einer kegelförmigen Knospe. 240/1.

Fig. 3. Ähnlicher Schnitt durch einen Gonophorenstamm mit zwei etwas älteren Knospen. 240/1.

Fig. 4. Stück aus einem dicht unterhalb der letzten Tentakel geführten Querschnitte durch einen weiblichen Hydranthen. 443/1.

Fig. 5. Stück aus einem gleichen Schnitt von demselben Hydranthen mit Keimzelle in der Stützlamelle. 443/1.

Fig. 6. Stück aus einem medianen Schnitt durch einen Gonophorenstamm mit im Ektoderm zurückgebliebenen Keimzellen. 443/1.

Fig. 7 *a* u. *b*. Zwei jugendliche Eizellen mit Nährzellen. 443/1.

Fig. 8. Medianer Längsschnitt durch die Spitze einer weiblichen Gonophorenknospe mit ganz junger Glockenkernanlage. 443/1.

Fig. 9. Medianer Längsschnitt durch das distale Ende einer weiblichen

Gonophorenknospe mit etwas älterer Glockenkernanlage, worin sich schon eine Spalte gebildet hat. 443/1.

Fig. 10. Mittlerer Längsschnitt durch ein weibliches Gonophor mit offener Glockenhöhle. 443/1.

Fig. 11. Medianer Längsschnitt durch das distale Ende eines weiblichen Gonophors mit sich schließender Glockenhöhle. 443/1.

Fig. 12. Medianer Längsschnitt durch die distale Hälfte eines weiblichen Gonophors mit geschlossener Glockenhöhle und unter dem Glockenkern gelegener Eizelle, welche in der Dotterbildung begriffen ist. 443/1.

Fig. 12*a*. Nucleolus. 1160/1.

Fig. 13. Medianer Schnitt durch ein etwas älteres weibliches Gonophor mit einer Eizelle, die bereits Dotter gebildet hat. 305/1.

Fig. 14. Medianer Längsschnitt durch ein weibliches Gonophor mit einem kurz vor der Reifung stehenden Ei. 305/1.

Fig. 14*a*. Nucleolus. 1160/1.

Fig. 15. Medianer Längsschnitt durch eine junge, männliche Gonophorenknospe, die noch keine Glockenkernanlage besitzt. 443/1.

Fig. 16. Das Keimbläschen kurz vor der Bildung der ersten Richtungsspindel. 580/1.

Fig. 17. Äquatorialplatte der ersten Richtungsspindel. 580/1.

Fig. 17*a*. Axialer Längsschnitt durch die erste Richtungsspindel. 580/1.

Fig. 18. Erstes Polkörperchen abgeschnürt. 580/1.

Fig. 19. Axialer Längsschnitt durch die zweite Richtungsspindel. 580/1.

Fig. 20. Weiblicher und männlicher Pronucleus neben einander liegend. 580/1.

Fig. 21. Verschmelzung des männlichen mit dem weiblichen Vorkern. 580/1.

Fig. 22. Die Hälfte von einem reifen Ei, welches einen kegelförmigen Fortsatz durch die abnorm dick gebliebene Gonophorenhülle getrieben hat. 305/1.

Fig. 23. Mittlerer Schnitt durch ein Ei mit der ersten Furchungsspindel. 305/1.

Fig. 24. Mittlerer Schnitt durch ein in der ersten Furchung begriffenes Ei. 305/1.

Fig. 24*a*. Der linke Kern von demselben Schnitt mit zwei neuen Centrosomen, die noch durch einen Bügel zusammenhängen. 812/1.

Fig. 25. Zweizelliges Stadium. 240/1.

Fig. 26. Mittlerer Schnitt durch ein zweizelliges Stadium. 305/1.

Fig. 27. Getheilte Kernspindel von einer Blastomere eines zweizelligen Stadiums; das Centrosoma an dem einen Pole hat sich bereits getheilt. 580/1.

Fig. 28. Eine ähnliche Kernfigur von einer Blastomere eines 16zelligen Furchungsstadiums; auch hier hat sich an einem Pole das Centrosoma bereits vollkommen getheilt, während das des anderen Pols in der Theilung begriffen ist. 1160/1.

Fig. 29. Medianer Schnitt durch ein in der zweiten Furchung stehendes Ei. 305/1.

Fig. 30. Vierzelliges Stadium in polarer Ansicht. 240/1.

Fig. 31. Vierzelliges Stadium in seitlicher Ansicht. 240/1.

Fig. 32. Medianer Schnitt durch ein unregelmäßig gefurchtes Ei. 240/1.

Fig. 33. Medianer Schnitt durch ein achtzelliges Stadium. 240/1.

Fig. 34. Zwölfzelliges Stadium in seitlicher Ansicht. 240/1.

Fig. 35. Mittlerer Schnitt durch ein 16zelliges Stadium. 240/1.

Fig. 36. 18zelliges Stadium. 240/1.

Fig. 37. 30zelliges Stadium. 240/1.

Fig. 38. Medianer Schnitt durch ein 32zelliges Stadium. 305/1.

Fig. 39. Stück aus einem mittleren Schnitt durch ein etwas älteres Stadium; Einwanderung einer peripheren Zelle ins Innere. 305/1.

Fig. 40. Medianer Schnitt durch eine vielzellige Morula. 443/1.

Fig. 41. Ein wenig älterer Keim. 240/1.

Fig. 42. Medianer Längsschnitt durch einen soeben durch die Stützlamelle in ein einschichtiges Ektoderm und mehrschichtiges, solides Entoderm zerlegten Embryo, der bereits Sinnespol und Mundpol erkennen lässt. 443/1.

Fig. 42 *a* u. *b*. Stücke aus der Wand von demselben Stadium mit sich theilenden Ektodermzellen. 580/1.

Fig. 43. Medianer Längsschnitt durch einen etwas älteren Embryo. Histologische Differenzirung des Ektoderms; Bildung der Gastralhöhle. 443/1.

Fig. 43 *a*. Stück aus dem Ektoderm von demselben Schnitte. 580/1.

Fig. 44. Medianer Längsschnitt durch eine Planula, die kurz vor dem Austritt aus dem Gonophor steht. 443/1.

Fig. 44 *a* u. *b*. Stücke aus Querschnitten von demselben Stadium. 580/1.

Fig. 45 *a*—*e*. Verschiedene Bewegungsphasen der schwärmenden Planula. 60/1.

Fig. 46. Mittlerer Längsschnitt durch eine freie Planula. 305/1.

Fig. 46 *a*. Stück aus dem Ektoderm des Sinnespols von einem ähnlichen Schnitte. 580/1.

Fig. 46 *b*. Stück von einem Querschnitte durch eine freie Planula mit Nesselzelle in der Stützlamelle. 580/1.

Fig. 47. Abgeplattete Larve in seitlicher Ansicht. 171/1.

Fig. 48. Axialer Längsschnitt durch dasselbe Stadium. 443/1.

Fig. 48 *a*. Stück aus der seitlichen Leibeswand von einem solchen Schnitte 580/1.

Fig. 49. Junger Hydranth. 171/1.

Fig. 50. Junger Hydranth, der sich abnormerweise direkt aus der gestreckten Planula entwickelt hat. 171/1.

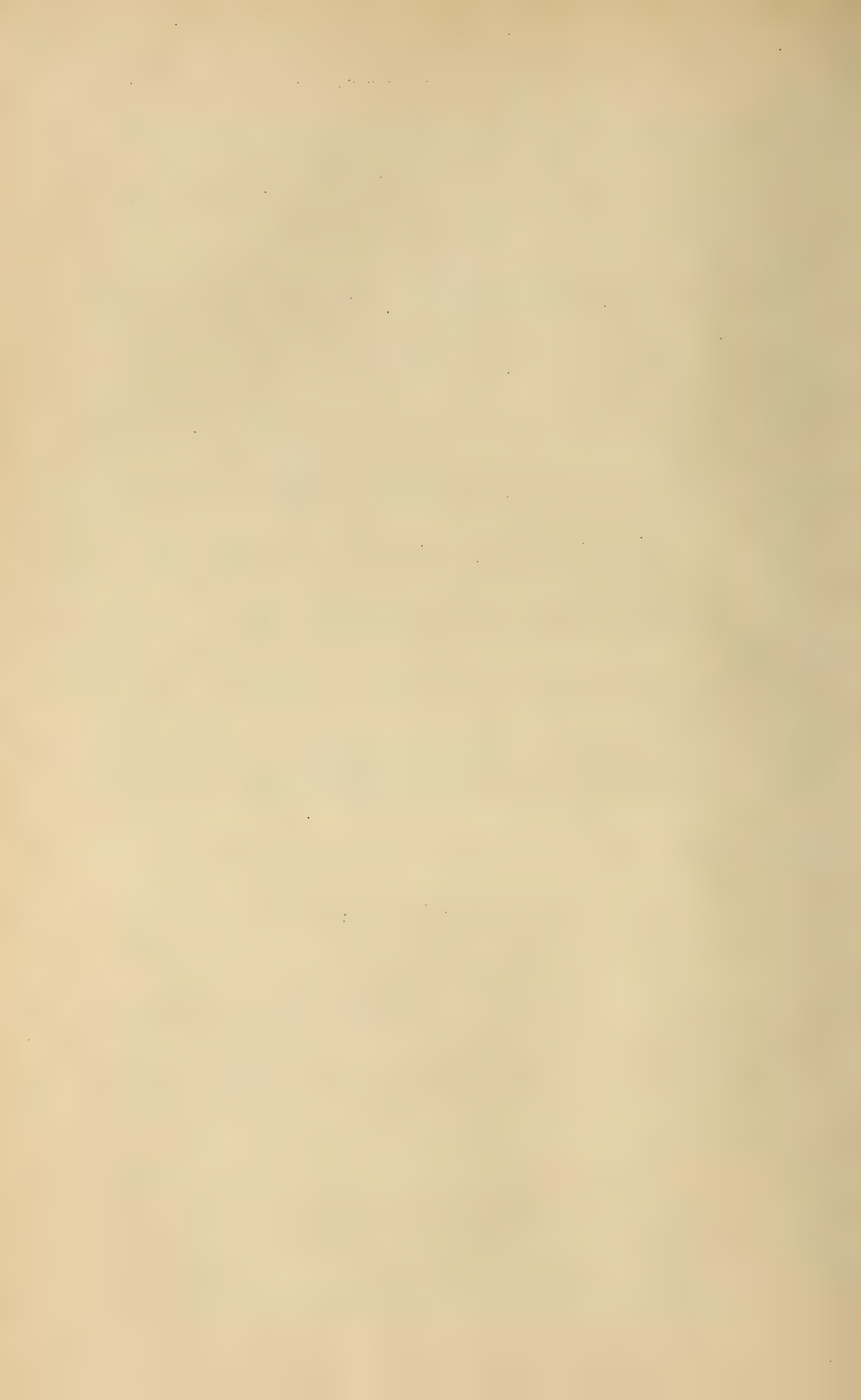
Fig. 51. Medianer Längsschnitt durch einen jungen Hydranthen, der acht Tentakel entwickelt hatte. 305/1.

Fig. 51 *a*. Stück aus der linksseitigen Leibeswand von demselben Schnitte. 580/1.

Fig. 52. Orales Ende von einem medianen Längsschnitt durch einen jungen Hydranthen, der soeben die beiden ersten Tentakel angelegt hatte. 305/1.

Fig. 53. Querschnitt durch die Tentakelregion eines jugendlichen Hydranthen, der sieben Tentakel gebildet hatte und den achten gerade anlegte. 443/1.

Fig. 53 *a*. Medianer Längsschnitt durch einen Tentakel von demselben Stadium. 443/1.



Experimentelle Untersuchungen an meroblastischen Eiern.

II. Die Vögel.

Von

Wl. Schimkewitsch (St. Petersburg)[1].

Mit Tafel X—XVI.

Das Einspritzen verschiedener Lösungen in Hühnereier wurde auf folgende Weise vorgenommen. Am spitzen Ende des Eies machte ich in einiger Entfernung von dem Gipfel eine kleine Öffnung in der Schale, durch welche mit Hilfe einer PRAVAZ'schen Spritze eine gewisse Menge Eiweiß, meistens von 1—1,5 ccm, abgesogen wurde. Sodann wurde ein der Öffnung möglichst genau entsprechendes Stück der Schale eines anderen Eies zurecht gemacht, nachdem letztere in absolutem Alkohol ausgewaschen worden war (Methode BÉGUELIN). Darauf wurde die gewünschte Lösung, und zwar gewöhnlich ein Quantum von 1 ccm durch die Öffnung eingeführt, wobei die Lösung auf die entsprechende Temperatur erwärmt wurde, wenn das zu injicirende Ei zuvor einer Incubation unterworfen worden war. Sodann wurde der Flick aufgesetzt und von außen mit Kitt verschmiert, wobei das Ei eine gewisse Zeit lang, gewöhnlich 10—12 Stunden, mit dem spitzen Ende nach oben in Ruhe gelassen wurde, bis der Cement völlig erhärtet war. Wurde das Ei schon vorher der Bebrütung ausgesetzt[2], so blieb es nachher nicht mehr wie 3 Stunden in der angegebenen Lage.

Die auf diese Weise behandelten Eier wurden in den Thermostat

[1] Vgl. diese Zeitschr. Bd. LXVII.

[2] Gewöhnlich führte ich die Lösung am Ende des zweiten Tages ein; in Anbetracht der durch KÄSTNER erzielten Resultate ist es jedoch gefahrloser, die Bebrütung zwischen dem zweiten und dritten Viertel des zweiten Tages vorzunehmen. Siehe KÄSTNER, Über künstliche Kälteruhe von Hühnereiern im Verlauf der Bebrütung. Arch. Anat. Phys. Anat. Abth. 1895.

verbracht oder einer Henne untergelegt. Letzteres Verfahren ist vorzuziehen, da bei den Drehungen, welche das Ei durch die Henne erfährt, die injicirte Flüssigkeit gleichmäßig in dem Eiweiß vertheilt wird. Zum Verkleben verwendete ich theils einen Cement, welcher in Russland unter dem Namen siamesischer Kitt verkauft wird, und welchen ich später selbst zubereitete. Eine Analyse dieses Cementes wurde auf meine Bitte durch Herrn B. Menschutkin in freundlichster Weise vorgenommen. Der Cement besteht aus einem Pulver, welches aus Gips und feinem Sand zusammengesetzt ist und einer Flüssigkeit — lösbares russisches Glas (Liquor natrii silicis Crudi rossici 30%) mit einer geringen Beimischung von Leinwasser (welches durch Schütteln gekochten Leinöls mit Wasser erhalten wurde). Letztere Substanz spielt übrigens keine große Rolle. Das Pulver wird vor dem Gebrauch mit der Flüssigkeit vermengt. Auf den anderen Cement wurde ich durch Herrn Akademiker Beilstein aufmerksam gemacht. Dieser Cement wird ebenfalls aus lösbarem Glas und einem, aus einer Mischung von Manganhyperoxyd und Zincum oxydatum bestehenden Pulver zubereitet. Diese Art von Cement ist unbedingt dauerhafter, jedoch trocknet sie langsamer und ist in Folge dessen zu dem fraglichen Zwecke nicht so bequem zu verwenden.

Wurden die Eier vorsichtig und genau verklebt, so dass die Möglichkeit eines Eindringens des Kittes in das Eiweiß ausgeschlossen war, so ergaben die Kontrolleier, welche ebenfalls verklebt wurden, aber ohne dass eine Injektion vorgenommen worden war, normale Keime[1].

Im Übrigen bespreche ich weiter unten die Wirkung dieses Cementes bei direkter Einführung desselben in das Eiweiß, wobei ziemlich verschiedenartige Abweichungen auftreten, welche bisweilen mit Abweichungen übereinstimmen, welche bei der Injektion anderer Substanzen erzielt wurden. Hieraus schließe ich jedoch nicht, dass bei Injektion dieser Substanzen die Abweichungen nicht durch die Wirkung der betreffenden Substanz, sondern durch Zufälligkeiten beim Verkleben hervorgerufen wurde. Es hat sich nämlich erwiesen, dass sehr verschiedenartige Substanzen bisweilen gleichartige Abweichungen hervorrufen, was auf eine untergeordnete Rolle der

---

[1] Féré (Note sur la résistance de l'embryon de Poulet au traumatisme de l'oeuf. Journ. Anat. Physiol. Paris. XXXIII. 1897) hat nachgewiesen, dass eine Verletzung des Eies an seinem stumpfen Ende mit nachfolgender Verklebung nach der Methode von Béguelin (1749) von dem Keime ziemlich gut vertragen wird.

chemischen Zusammensetzung der Substanzen hindeutet. Die Übereinstimmung der Abweichungen, welche durch Einführung von Cement in das Eiweiß hervorgerufen werden, mit solchen Abweichungen, welche nach Einführung anderer Substanzen erfolgen, ist demnach keine merkwürdige Erscheinung. Das Verkleben mit harzigen Stoffen, welche erwärmt werden müssen, ist nicht anwendbar, da es Abweichungen hervorruft, welche auf der Ungleichmäßigkeit in der Erwärmung beruhen (siehe unten).

Das Einführen verschiedener Substanz in das Eiweiß wurde bereits durch Féré[1] unternommen, doch hatte er dabei ganz andere Ziele im Auge, und zwar die Bestimmung des Procentsatzes der dabei erhaltenen Missbildungen und die Feststellung der physiologischen Wirkung der Substanzen (z. B. die Beschleunigung und Verzögerung der Entwicklung und dergleichen mehr). Für mich hatten diese Resultate nur eine Nebenbedeutung, und ich richtete mein Augenmerk hauptsächlich auf unter solchen Bedingungen hervorgegangene morphologische Veränderungen. Aus diesem Grunde untersuchte ich alle bemerkenswerthe Anomalien aufweisenden Keime an der Hand von Schnitten, wobei ich mich auf die Untersuchung von etwa 350 Eiern beschränkte.

Sämmtliche Zeichnungen wurden mit Hilfe des Abbe'schen Zeichenapparates angefertigt; da, wo die Zeichnungen schematisirt wurden, geschah dies, ohne dass die Umrisse irgend eines Organs oder eines Keimblattes geändert worden wären. Zur Vermeidung von Irrthümern habe ich bei der Beschreibung diejenigen Nummern beibehalten, unter welchen ich die Missbildungen in mein Journal eingetragen habe.

Obgleich die Verbreitung einer beliebigen Substanz im Eiweiß des Eies eine sehr ungleichmäßige und dabei von Zufälligkeiten abhängig sein kann, so halte ich meine Versuche dennoch nicht für überflüssig: erstens repräsentiren die Hühnerkeime ein außerordentlich genau untersuchtes Objekt, was bei dem Studium von Missbildungen äußerst wichtig ist, und zweitens ist das Vogelei von denjenigen, bei welchen die Überladung mit Dotter und dessen Isolirung von dem protoplasmatischen Theile des Eies bis zum Extreme durchgeführt ist.

---

[1] Eine ganze Reihe von Mittheilungen in den Compt. Rend. Soc. Biol. Paris und im Journ. Anat. Physiol. Paris im Jahre 1893 und später.

Specieller Theil.

1. Verdünnung des Eiweifses durch Wasser.

Die Einführung von 2 ccm Wasser im Beginn der Entwicklung ruft gewöhnlich eine Degeneration hervor, und nach 2 Tagen findet sich im Ei nur eine kleine Blastodermscheibe, bestehend aus den drei typischen Blättern, wobei das Entoderm das Aussehen eines Syncytiums mit zahlreichen Kernen und einer Menge aufgenommener Dotterkügelchen hat, welches stellenweise unregelmäßige Verdickungen aufweist. Die Gefäße sind stellenweise stark erweitert, und der Keim präsentirt sich als eine der Degeneration verfallene Zellmasse. Seltener dauert die Entwicklung mit einiger Verzögerung länger an und wir finden nach 3 Tagen einen etwa zweitägigen Keim; in einem Falle (Nr. 120) jedoch war der Keim durchgeschnürt, augenscheinlich durch eine Amnionfalte, welche der Einschnürungsstelle dicht anlag, so dass der vordere und der hintere Theil des Nervenrohrs getrennt waren; nichtsdestoweniger ging die Entwicklung des vorderen und hinteren Theils gleichmäßig vor sich.

Ein anderer Keim (Nr. 12) zeigte eine unregelmäßige Krümmung, und zwar war der Keim im Bereich der zukünftigen Vorderextremitäten stark nach der rechten Seite (resp. nach der Bauchseite) ausgebogen und fast ganz anämisch, obgleich das Herz gut funktionirte und in der Area vasculosa Blutinselchen zu bemerken waren. Am vierten Tage jedoch finden wir bereits degenerirte Keime, wobei bisweilen eine Verlagerung der Organe und die Hemmung der Anlagen beobachtet wird.

So war bei einem Keim (Nr. 36) das Herz nach vorn verlagert; es befand sich vor dem Kopfe und war außerdem erweitert[1]. Bei demselben Keim war eine Erweiterung der Gefäße sowohl bei dem Keim selbst als auch in der Area vasculosa zu beobachten, wobei die erweiterten Gefäße das Entoderm in der Richtung nach dem Dotter zu vorstülpen. Übrigens bildet das Entoderm auch außerdem in den Dotter vordringende und wahrscheinlich durch die Bedingungen des Scheibenwachsthums hervorgerufene Falten. Das Nervenrohr bildet vorn eine unregelmäßige Erweiterung, doch sind weder die Augenblasen noch die Anlagen der übrigen Sinnesorgane zu bemerken.

---

[1] Diese Abweichung wird für andere Keime ausführlicher beschrieben werden.

Die Chorda, die Urwirbel, die Extremitäten etc. sind angelegt wie bei einem normalen Keim. Eben so wurde bei einem anderen Keim (Nr. 32) die Entwicklung der primären Augenblasen beobachtet, während es hier nicht einmal zur Bildung der Gehirnblasen kam.

Die Einführung von 2 ccm Wasser in Eier, welche zweitägige Keime enthielten, führte entweder, wenn sie am vierten Tage geöffnet wurden, zum Entwicklungsstillstand und der Degeneration des Keimes, oder die Entwicklung dauerte noch eine Zeit lang an, aber es bildeten sich abweichende Keime. Bei einem Keim (Nr. 200) war das Nervenrohr erweitert, besonders in seinem vorderen Theile, seine Wandung war dünner geworden und bildete stellenweise Falten, welche in das Lumen des Rohres hineinragten.

Die Einführung von 2 ccm Wasser ruft demnach entweder Stillstand und Degeneration hervor, oder Abweichungen etc. Unregelmäßigkeit in der Krümmung, Verlagerung des Herzens, Unterdrückung der Bildung der Gehirn- und Augenblasen und der übrigen Sinnesorgane, Erweiterung des Herzens und der Gefäße und eben so des Medullarrohres.

Die Einführung von 1 ccm Wasser vor der Bebrütung ruft nur in den seltensten Fällen einen Stillstand in den ersten Stadien der Entwicklung hervor. In einem Falle (Nr. 92) hatte die Blastodermscheibe $^1/_3$ der Dotteroberfläche umwachsen und bestand aus einer Schicht flacher Ektodermzellen und einem mächtigen entodermalen Syncytium in Gestalt einer gleichmäßig dicken, Dotterkörnchen enthaltenden Schicht. Letztere hatte zahlreiche solide Falten oder richtiger Wülste, welche in den Dotter hereinragten. Der Keim selbst bestand nur aus einem Häufchen degenerirter Zellen. Es ist nicht ohne Interesse, dass in diesen Wülsten stellenweise deutliche Lumina zu sehen waren, welche mit der Gestaltung der Falten nicht in Übereinstimmung waren; diese Hohlräume waren im Durchschnitt rund und erinnerten ihrem Aussehen nach an Gefäße, jedoch ohne mesodermale Auskleidung, und enthielten keine Blutkörperchen.

In einem Falle (Nr. 162) wurde jedoch nach Injektion von 1 ccm Wasser eine Verlagerung des Herzens nach dem vorderen Ende des Keimes beobachtet, öfters aber eine sattelförmige Krümmung des Keimes nach der rechten (resp. ventralen) Seite; dabei zeigten die Keime äußerlich meistens ein völlig normales Aussehen, während an der Hand von Schnitten bei viertägigen Keimen sehr häufig folgende Abweichungen beobachtet wurden:

1) Eine Erweiterung der Amnionhöhle, wobei die Fläche des

Lumens der letzteren in einem Falle auf dem Querschnitte die Fläche des Keimes selbst an Ausdehnung mindestens um das fünffache übertraf. Im vorderen Abschnitt hatte das Lumen die Gestalt eines in die Länge gezogenen Ovals, im hinteren Abschnitt diejenige eines Dreiecks, dessen Spitze auf der linken Seite des Keimes lag. In einem anderen Falle war die Erweiterung der Amnionhöhle nicht von auffallenden Veränderungen ihrer Umrisse begleitet. Im ersten Falle war der Keim schon in beträchlichem Grade degenerirt und die Veränderung der Umrisse der Höhlung konnte nicht allein durch bloße Ansammlungen von Flüssigkeit in der Höhle, sondern auch durch andere Ursachen, z. B. durch ungleichmäßiges Wachsen ihrer Wandungen, hervorgerufen worden sein.

2) Eine beträchtliche Erweiterung des Herzens und der Gefäße, wobei es den Anschein hat, als ob sehr wenig Blutzellen vorhanden wären, da die Zahl dieser letzteren proportional nicht zunimmt.

3) Eine Erweiterung verschiedener Partien des Nervenrohres. Bald ist dessen vorderer und hinterer Abschnitt erweitert, bald das Gehirn und das Rückenmark, wobei am Gehirn die obere Wandung der hinteren Blase —, am Rückenmark die obere Wandung des Halstheils in einer sehr beträchtlichen Ausdehnung (und zwar auf einer viel größeren Strecke als bei dem normalen Keim) verdünnt sind; die erwähnten Wandungen bestehen dabei aus einer Reihe flacher Zellen. Eben so ist die rechte (bei der Biegung des Kopfes nach oben gerichtete) Wandung der vorderen Blase verdünnt. Das Lumen des Rückenmarkkanals ist so beträchtlich, dass das Nervenrohr im hinteren Abschnitt des Keimes bisweilen mehr als die Hälfte des ganzen Querschnittes einnimmt. Die Gestalt des Nervenrohrlumens ist dabei in den einzelnen Abschnitten des Keimes eine verschiedene, und zwar bald oval, bald biskuitförmig.

4) Die Gehörblasen werden erweitert und ihre (obere) Wandung verdünnt.

5) Eine Erweiterung des Lumens der Somiten, wobei dieselbe statt spaltförmig — oval wird und auf Schnitten bisweilen sehr beträchtliche Dimensionen annimmt.

6) Bisweilen wird (im hinteren Abschnitt des Rumpfes) die primäre Leibeshöhle erweitert, was wahrscheinlich durch einen Wachsthumsstillstand der Entwicklung des Mesoderms bei fortgesetztem Wachsthum des Ektoderms hervorgerufen wird.

Als charakteristische und besonders häufig bei Injektion von 1 ccm Wasser auftretende Veränderungen, können daher betrachtet werden:

die Erweiterung der Hohlräume des Herzens, der Gefäße des Nervenrohres, der Gehörblasen, der Somiten und der primären Leibeshöhle.

Das Einführen von 1 ccm Wasser in Eier, welche zweitägige Keime enthalten, führen meist zu einer Verlangsamung in der Entwicklung und zur Degeneration des Keimes. Am Ende des vierten Tages entsprachen die Keime bald 62stündigen, bald 3tägigen, bald 82stündigen Embryonen und in der Mehrzahl der Fälle waren ihre Gewebe der Degeneration verfallen. Eine große Anzahl dieser Keime wiesen eine stärkere Krümmung als bei den normalen Bedingungen auf. Bei einem Keim (Nr. 197) wurden bei völlig normalen Geweben folgende Abweichungen beobachtet: Erweiterung der Gefäße, Erweiterung des Gehirns, unter gleichzeitigem Dünnerwerden der rechtsseitigen (bei dem Keim nach oben gerichteten) Wandung, Erweiterung und Dünnerwerden der Gehörblasenwandungen, starke Erweiterung im Bereich der Iris des zwischen beiden Blättchen der Augenblasen befindlichen Hohlraumes und endlich Erweiterung der Höhlung der Linse. Von Interesse ist dabei der Umstand, dass die Linsenanlage, ungeachtet des beträchtlichen Alters des Keimes, keine Verdickung ihrer inneren Wandung gebildet hat, sondern in der Gestalt einer Blase mit fast gleichmäßig dicker Wandung verblieben ist.

Die Einführung von 1 ccm Wasser am Ende des zweiten Tages der Entwicklung ruft demnach in den meisten Fällen eine Degeneration des Keimes hervor, wenn aber der Keim am Leben bleibt, so zeigen die dabei auftretenden Veränderungen denselben Charakter wie bei der Einführung von Wasser am Anfang der Entwicklung, und zwar eine Erweiterung verschiedener Hohlräume, wobei auch die Hohlräume späterer Bildung, wie derjenige der Linse, eine Erweiterung erfahren.

Die Einführung von 0,5 ccm Wasser in das Ei ruft in den meisten Fällen eine Verzögerung in der Entwicklung hervor. Nach 3 Tagen entsprach ein Keim einem 26stündigen, ein anderer nach 5 Tagen einem 52stündigen Keim. Außerdem zeichnete sich der erstere dieser Keime (Nr. 171) durch geringe Größe und Zahl der Zellen aus, welche man z. B. auf jedem Querschnitte sehen kann, sie ist nicht so groß als bei den normalen Bedingungen. Die Gefäße und die primäre Leibeshöhle dieses Keimes waren erweitert. Außerdem blieb das Nervenrohr im Bereich des Rumpfes unverschlossen, im Bereich des Kopfes war es dagegen geschlossen, doch hatten die Hirnblasen eine ganz unregelmäßige Gestalt: die vordere war von übernormaler Größe, die zweite war stark in die Länge

gezogen, die hintere war durch Einschnürungen in drei Abschnitte getheilt. Eben so besaß ein anderer Keim (Nr. 43), welcher 5 Tage im Thermostat gelegen hatte, aber stark in der Entwicklung zurückgeblieben war und sogar zu degeneriren angefangen hatte, ein unregelmäßig erweitertes Nervenrohr, welches in seinem Verlauf in das Lumen vorspringende Faltenbildungen (Taf. X, Fig. 1) und Vorsprünge aufwies, von denen der eine in Gestalt eines dem Nervenrohr parallel verlaufenden Anhangs eine recht beträchtliche Länge erreichte. Die linke Augenblase dieses Keimes war, wie dies aus Schnitten zu ersehen ist, einer frühen Degeneration verfallen, und im Zusammenhang hiermit war nur die eine, rechte Linse angelegt.

Die Einführung von 0,5 ccm Wasser ruft demnach eine Verlangsamung in der Entwicklung, bisweilen eine Deformation des Nervenrohres womit eine Erweiterung seines Lumens verbunden ist, und schließlich dieselben Erscheinungen, d. h. Erweiterung der Gefäße und der primären Leibeshöhle hervor, welche wir schon früher gesehen haben, wenn auch in geringerem Grade.

Im Allgemeinen gesprochen, hindert demnach eine geringe Menge Wassers die Entwicklung nur wenig, wenigstens im Verlauf der ersten 4—5 Tage. Die dabei auftretenden Abweichungen zeigen meistens einen ganz bestimmten Charakter, nämlich die Erweiterung verschiedener Hohlräume des Keimes, welche wahrscheinlich durch Anhäufung von Flüssigkeit in diesen Hohlräumen bedingt wird.

2. Entfernung eines Theiles des Eiweißes.

Die Entfernung von 1,5 bis 2 ccm Eiweiß führt naturgemäß zu einer Entblößung des Keimes vom Eiweiß, wobei er von der unter die Eischale eingedrungenen Luftschicht nur durch die Dottermembran getrennt erscheint. In einigen Fällen fielen die Keime der Degeneration anheim und hatten am Ende des vierten Incubationstages das Aussehen von etwa zwei- oder dreitägigen Keimen wobei sie gleichzeitig in Folge von Degeneration ihre Form veränderten. In einem anderen Falle (Nr. 195) ging die Entwicklung in normaler Weise vor sich und die Keime waren nach 4 Tagen in keiner Weise in der Entwicklung zurückgeblieben, zeigten aber einige Unregelmäßigkeiten in der Krümmung: der Rumpf war sehr stark nach rechts (resp. nach der ventralen Seite) gebogen, der Schwanzabschnitt dagegen korkzieherförmig gekrümmt und bildete eine ganze Windung, so dass der apicale Theil nach links und nicht nach rechts gebogen erscheint. Die Organe und Gewebe dieses Keimes erwiesen sich als normal.

Die Mehrzahl der Keime dagegen zeigte Abweichungen, welche sehr an diejenigen erinnerten, welche bei Verdünnung des Eiweißes mit Wasser zur Beobachtung kamen, und zwar eine Vergrößerung der Hohlräume der Hirnblasen, wobei die dorsalen und seitlichen Wandungen der hinteren Blase stark verdünnt erschienen; eine Erweiterung des Hohlraumes der Gehörblasen und der Linse, wobei sogar bei einem 4tägigen Keim die innere Wandung der letzteren nicht verdickt ist; eine stellenweise außerordentliche Erweiterung der Gefäße sowohl in der Area wie auch bei dem Keime. Diese letztere Eigenthümlichkeit findet sich bei der Mehrheit anormaler Keime, welche ich durch Verminderung der Eiweißmenge erzielt habe.

Ich gehe nun zur Beschreibung einzelner Keime über. Bei einem $3^1/_2$tägigen, nur theilweise degenerirten Keim (Nr. 25) ist das Nervenrohr in seinem vorderen Abschnitte stark seitlich komprimirt und in dorsoventraler Richtung ausgezogen (Taf. XI, Fig. 26); im Halsabschnitt und im vorderen Theil des Rumpfes hat das Nervenrohr die Form einer horizontalen Platte (vgl. Taf. XI, Fig. 28 *C*), weiter nach hinten diejenige einer Rinne (Taf. XI, Fig. 26 *B*). Nach vorn zu schließt das Nervenrohr mit einem dünneren, im Querschnitt runden Endstück ab. Die Sinnesorgane sind nicht angelegt; die Anlage der Chorda ist vorhanden. Die Verhältnisse des Mesoderms sind undeutlich (in Folge seiner Degeneration). Die Gefäße sind außerordentlich erweitert und nehmen auf Querschnitten durch den Keim den größten Theil der Schnittfläche ein; in der Area stülpen sie das Ektoderm in Gestalt von Wülsten vor. Die Blutzellen sind in geringer Anzahl vorhanden. Der Pharynx und das Herz sind wohl entwickelt, aber verlagert. Wenn man die Schnitte von vorn her durchmustert, trifft man zuerst auf das Herz, sodann auf den Pharynx und zuletzt auf das Nervenrohr.

Ein anderer Keim (Nr. 235) war am Ende des vierten Tages ebenfalls anormal gebildet und dabei in der Entwicklung zurückgeblieben. Der Kopf war blasenartig aufgetrieben und das Nervenrohr in ihm offen. In diesem offenen Nervenrohr kann man eine mittlere (obgleich mehr nach der rechten Seite zu gelegene) Rinne und seitliche Vorsprünge unterscheiden, von welchen der eine fast abgeschnürt ist (Taf. XI, Fig. 28 *A*), und welche wahrscheinlich die Augenblasen (*VO*) repräsentiren. Weiter nach hinten hat die Nervenanlage (Taf. XI, Fig. 28 *B* und *C*) die Gestalt eines breiten Plättchens, geht aber im Niveau des Herzens in eine Rinne über. Auch die Gefäße sind erweitert, besonders die Aortenäste, wodurch eben die Auftreibung des

Kopfes hervorgerufen wird. Herz und Pharynx sind gut entwickelt, aber das Herz drängt sich stark in den Dotter ein, indem es gleichzeitig eine dünne Entodermschicht mit sich zieht. Die übrigen Theile sind mehr oder weniger normal.

Ein dritter, gleichfalls viertägiger Keim (Nr. 222) bietet die merkwürdigsten Eigenthümlichkeiten. Von außen gesehen (Taf. X, Fig. 2) lässt er nur die Nervenanlage erkennen, welche nach vorn zugespitzt und nach hinten erweitert ist. In seinem vorderen Abschnitte degeneriren die Gewebe bereits, im hinteren Abschnitt sind sie normal, und man sieht hier an einzelnen Stellen karyokinetische Figuren. Das Studium der Schnitte zeigt, dass das vordere zugespitzte Ende der Nervenanlage röhrenförmig, abei so zu sagen verkehrt verschlossen ist und über dem Ektoderm liegt (Taf. XI, Fig. 27 *A*). Das Rohr ist in dorsoventraler Richtung zusammengedrückt. Seine obere Wandung ist im Vergleich mit der unteren verdickt.

Das Entoderm ist in der Ausdehnung des ganzen Keimes verdickt und vielschichtig und bildet im vorderen Theil Falten und Wülste. Mesoderm ist im vorderen Abschnitt des Keimes nicht vorhanden. Weiter nach hinten ist das Nervenrohr nicht verschlossen und erhebt sich napfförmig (im Schnitt) über das Ektoderm (Fig. 27 *B*). Außerhalb des Keimes sind beide Blätter des Mesoderms getrennt und im Darmfaserblatt verlaufen wenig zahlreiche Gefäße; im Keime selbst dagegen verläuft das Mesoderm in Gestalt einer Schicht flacher, dem Entoderm anliegender Zellen.

Im mittleren und hinteren Theil des Keimes finden sich einige Somite, aber diese Somite liegen nicht längs des Nervenrohrs, sondern an den Seiten des Keimes und sind von dem Nervenrohr durch die ungeheure primäre Leibeshöhle getrennt (Fig. 27 *C*). Die Hohlräume der Somite sind erweitert und stehen in den hinteren Somiten mit dem Hohlraum des Cöloms in Verbindung. Die Wandungen der Somite sind verdünnt. Was die Schicht flacher, sich an das Entoderm anschließender Mesodermzellen betrifft, so kann man sich deren Ursprung nur schwer klar machen: repräsentiren sie einen Rest des undifferenzirten Mesoderms, oder haben sie sich durch Verwachsung des Darmfaserblattes der rechten und linken Hälfte auf der Mittellinie gebildet? Erstere Voraussetzung ist vielleicht die wahrscheinlichere.

Im allerhintersten Abschnitt des Keimes hat die Nervenanlage die Gestalt von breiten, schwach konvexen Medullarplättchen (Fig. 27 *C*), und zwischen ihr und dem sich ihr in der Mittellinie nähernden

Mesoderm kann man eine kleine Gruppe von Zellen unterscheiden, welche vielleicht die Anlage der Chorda repräsentiren. Überhaupt haben sich im hinteren Theil des Keimes die Verhältnisse der Anfangsstadien erhalten, und zwar ist die Öffnung des Blastoporus offen geblieben, durch welche ein Häufchen Mesodermzellen mit seiner kegelförmigen Spitze nach außen tritt (Taf. XI, Fig. 27 *D*).

Diese Verhältnisse werde ich ausführlicher besprechen, wenn ich diesen Fall mit anderen, wo der Blastoporus gleichfalls erhalten bleibt, vergleichen werde (siehe unten).

Die Verminderung der Eiweißmenge führt demnach, abgesehen von hier und da eintretender Verzögerung in der Entwicklung und Degeneration, zu einer Reihe von Abweichungen, von denen einige außerordentlich an die Erscheinungen erinnern, welche wir bei der Verdünnung des Eiweißes gesehen haben, und zwar auf die Erweiterung der Gefäße und einiger anderer Hohlräume und die Verdünnung ihrer Wandungen herauskommen. Außerdem wird ein Nichtzuwachsen des Nervenrohrs bald in seinem vorderen, bald in seinem hinteren Theil beobachtet, und ein Vorstülpen des Herzens in den Dotter. Ferner wird eine Verlagerung des Herzens und des Pharynx nach dem Vorderende beobachtet, wobei der vordere Abschnitt des Nervenrohrs augenscheinlich einen Stillstand in seiner Wucherung erfährt. Überhaupt ist eine Hemmung der Entwicklung der Anlagen der Sinnesorgane zu bemerken.

Der höchste Grad von Abweichung endlich wird dadurch erreicht, dass das Nervenrohr sich nach auswärts umwendet und sich außerhalb des Keimes schließt.

3. Chlornatrium.

Ich habe 1 ccm 1, 12,5, 25 und 33%iger Kochsalzlösung in die Eier eingeführt. Sogar bei Einführung von 1%igen Lösungen ging die Entwicklung nur selten normal vor sich. Bisweilen wurde am vierten oder fünften Tage entweder ein völlig normaler, oder ein in seiner Entwicklung etwas zurückgebliebener Keim beobachtet. So enthielten die Eier Keime, welche ihrem Alter nach in einem Falle nach 3 Tagen einem zweitägigen, in einem anderen Falle nach 4 Tagen einem 82stündigen Keim entsprachen. Bei diesen normalen Keimen wurde bisweilen ein Stillstand im Wachsthum der Blastodermscheibe und das Vorhandensein von nur außerordentlich wenigen Blutzellen beobachtet. In einem dritten Fall enthielt das Ei nach der Einführung von 1%iger Lösung nach 4 Tagen eine kleine Blastodermscheibe,

bestehend aus den drei typischen Schichten mit Anlagen der Gefäße, aber keinen Keim, welcher augenscheinlich in frühen Stadien der Degeneration verfallen war. Von den die Scheibe aufbauenden Elementen hatte auch das Mesoderm bereits zu degeneriren begonnen. In einem vierten Fall (Nr. 105, vgl. Taf. X, Fig. 7), hatte die Keimscheibe die Gestalt eines Gürtels oder Ringes, welcher durch ein Plättchen von ungleicher Dicke und unebenen Rändern gebildet war, und im obersten Viertel der Dotteroberfläche lag (Taf. XII, Fig. 32 *A*). Dieses Plättchen besteht aus allen drei Schichten, und nur sein äußerster Theil enthielt kein Mesoderm, und der äußerste, umgeschlagene Rand war aus Ektoderm gebildet, welches große Zellen mit blasenförmigen Kernen enthielt (Taf. XII, Fig. 32 *C*). Das Entoderm war ungleichmäßig verdickt und in seiner ganzen Ausdehnung mit Dotterkügelchen überfüllt. Ein Keim war nicht zu finden, aber mitten im Mesoderm lag ein geschlossenes Bläschen, welches augenscheinlich ektodermalen Ursprungs war (Taf. XII, Fig. 32 *B*).

Ein fünfter Fall (Nr. 102) zeigt ebenfalls nur die Entwicklung einer Keimscheibe ohne Keim, aber diese Scheibe hatte nach siebentägiger Bebrütung $^2/_3$ der Dotteroberfläche umwachsen und zeigte eine außerordentlich merkwürdige Eigenthümlichkeit: Bei der Untersuchung erwies es sich, dass die Scheibe aus Ektoderm, welches auf dem größten Theil seiner Ausdehnung einschichtig geblieben war, und einem über demselben liegenden Syncytium bestand, welches zahlreiche Kerne enthielt und von Dotterkörnchen überfüllt war (Taf. XI, Fig. 29; die Dotterkörnchen sind nicht abgebildet).

Es ist bemerkenswerth, dass die Blastodermscheibe bei Abwesenheit eines Keimes einige Amnionfalten gebildet hat, wodurch einige Amnionhöhlen entstanden sind. Dieser Process geht auf folgende Weise vor sich: Das Ektoderm bildet zuerst (augenscheinlich ohne Theilnahme des Mesoderms) eine zweischichtige Falte. Nur in einem einzigen Falle (Taf. XI, Fig. 29 *A* und *B*, *Am6*) war das Syncytium sammt seinen Kernen und Dotterkörnchen in die Falte mit hineingezogen worden, während für gewöhnlich beide Blätter der Falte dicht an einander liegen. Indem diese Falte an die Dottermembran herantritt, beginnt sie sich in zwei Falten zu spalten und nach beiden Seiten zu wachsen (Fig. 29 *A*, zwischen *Am4* und *Am6*), wobei man bisweilen am Anfang der sekundären Falte zwei Schichten unterscheiden kann, während späterhin jede dieser Falten in Gestalt eines einschichtigen, die Dottermembran von unten auskleidenden Plättchens weiterwächst. Bisweilen treffen solche Falten auf andere,

ihnen entgegenwachsende Falten, verwachsen dann mit einander und lassen nur eine kleine Öffnung im Dache der Amnionhöhle übrig (vgl. Hohlraum *Am6*, Taf. XI, Fig. 29 *A*, *B*, *C*, *D* und das Schema Taf. X, Fig. 3).

Bisweilen wachsen die Ränder zweier Falten nicht bis ganz zusammen (vgl. *Am4*), aber die obere Wandung der Amnionhöhle wird auf eine bedeutende Ausdehnung hin durch die anliegende Dottermembran gebildet. Aber auch in diesem, wie im ersteren Falle, sammelt sich in der Amnionhöhle eine gelbliche Flüssigkeit (das ist das Amnionwasser) an, welche sich auch auf Schnitten leicht von dem Eiweiß unterscheiden lässt. Am Rande der Blastodermscheibe endlich (*Am1* und *Am7*) bleiben diese Falten frei und liegen der Dottermembran an. Einige Falten (z. B. *Am5* auf Fig. 29 *C*) sind schließlich vielleicht dadurch entstanden, dass die Amnionfalte, bei ihrer Annäherung an das Ektoderm, einfach mit demselben verwachsen ist und sodann zu wachsen fortfuhr, um die nächste benachbarte Höhlung zu bilden. Auf diese Weise haben sich auf der Blastodermscheibe mehrere Amnionhöhlen von unregelmäßiger Gestalt gebildet (Taf. X, Fig. 3). Die eine derselben ist beinahe verschlossen, und vorn gespalten (*Am6*), eine andere, die größte von allen, ist offen geblieben (*Am4*). Außerdem haben sich kleinere geschlossene Hohlräume (*Am3* und *Am5*) gebildet, und genau am Rande der Scheibe befinden sich unvollständige Hohlräume (*Am1*, *Am2* und *Am8*), welche nur durch eine einseitige Falte gebildet werden.

Es ist sehr leicht möglich, dass alle diese Hohlräume als das Resultat von Krümmungen und Spaltungen eines einzigen Hohlraumes angesehen werden können. Die Neigung sich zu krümmen ist auch den Keimen selbst nach Einführung von NaCl in das Eiweiß eigenthümlich. So hatte ich einen viertägigen Keim (Nr. 61), welcher aber leider schon der Degeneration verfallen war, an welchem ich aber doch noch feststellen konnte, dass er ein entwickeltes Amnion, ein Herz, hintere Extremitäten besaß, während sein Nervenrohr und die Chorda in der Gestalt der Ziffer 3 verbogen waren (Taf. X, Fig. 4).

Ich gehe zu der Beschreibung der Abweichungen des Keimes selbst über, welche ich bei Einführung 1 %iger Lösung beobachtet habe.

In einem Fall (Nr. 88) hatte die Blastodermscheibe am Ende des vierten Tages $^2/_3$ des Dotters umwachsen und besaß in seiner Mitte eine ziemlich große Öffnung, in deren Nähe sich seitlich ein kleiner Keim, und hinter dem letzteren eine Zone von Blutinselchen befand. Die Ränder der Keimscheibe waren sowohl an der Peripherie als

auch an der Öffnung nach oben umgebogen und stellenweise sogar aufgerollt. Alle Gewebe waren lebend, und das Mesoderm stark im Wuchs zurückgeblieben, wesshalb die primäre Leibeshöhle stellenweise, besonders im vorderen Abschnitt, eine ungeheure Ausdehnung erhalten hatte (Taf. XI, Fig. 31 *A* und *B*); das Ektoderm der Nervenanlage wies eine starke Wucherung und außerordentlich viele karyokinetische Figuren auf. Von der Oberfläche gesehen hatte der Keim die Gestalt eines kleinen unregelmäßig geformten Klümpchens, in welchem die Organe nicht deutlich zu unterscheiden waren. Die Untersuchung an der Hand von Längsschnitten zeigte, dass wir es hier mit einer Missbildung zu thun haben, bei welcher die Nervenanlage die Gestalt einer auf der Rückenoberfläche liegenden Platte hatte. Der hintere Theil des Rumpfes ist sehr stark in der Entwicklung zurückgeblieben. Die Nervenplatte ist nur vorn unter das Ektoderm versenkt, und ihr vorderer Rand bildet zwei Augenblasen (Fig. 31 *A* und *B*, *VO*). Weiter findet sich in ihrem Verlauf noch eine Vertiefung, welche vielleicht der zweiten Hirnblase entsprechen dürfte (V_2). Der Pharynx ist völlig entwickelt, und eben so ist eine geräumige Pericardialhöhle vorhanden (*PR*). Im hinteren Theil des Keimes sieht man eine kleine Anzahl von Somiten (ungefähr acht) (*Pv*). Im Kopf ist das Mesoderm nur schwach entwickelt und legt sich an das Ektoderm an, indem es zwischen sich und der oberen, ebenfalls von oben mit einer besonderen Mesodermschicht ausgekleideten Pharyngealwandung einen ungeheuren Hohlraum übrig lässt. Die vorn am Keim befindliche Falte erinnert zwar an eine Amnionfalte, wird aber durch alle drei Schichten der Keimscheibe gebildet, wobei das Entoderm in der Falte selbst stellenweise verdickt und mehrschichtig erscheint.

Für die in Rede stehende Missbildung sind demnach folgende charakteristische Merkmale zu beachten: die unverschlossene Nervenanlage, die starke Entwicklung der primären Leibeshöhle und der Entwicklungsstillstand im hinteren Abschnitt des Keimes.

Ein anderes Ei (Nr. 38) zeigte nach einer Bebrütung von $3^1/_2$ Tagen folgende Eigenthümlichkeiten: Area vasculosa ist gut entwickelt, und nur zum Theil blutleer. Der Keim liegt unter dem Amnion und besteht aus einem verhältnismäßig enormen Kopf mit unregelmäßigen, stellenweise gewundenen Kontouren und einem Rumpf von geringer Größe (Taf. X, Fig. 5).

Die Untersuchung an der Hand von Schnitten ergab, dass die inneren Organe des Kopfes (außer der Nervenanlage) degenerirt waren,

so dass ihr Bau nicht aufgeklärt werden konnte; dagegen hatten das Nervensystem, das Ektoderm mit den ihm anliegenden mesodermalen Elementen und die embryonalen Hüllen ihr normales Aussehen erhalten, und in der Masse des Nervengewebes waren zahlreiche karyokinetische Figuren zu beobachten. Die vordere Amnionkappe ist normal entwickelt, die seitlichen Falten im vorderen Abschnitte sind aber auf einem Bezirk ihrer Ausdehnung unverwachsen geblieben, und der freie Rand der Falten ist dabei verdickt (Taf. XII, Fig. 33 *B*). Diese Verdickung, welche man eben so bei normalen Bedingungen beobachten kann, ist ausschließlich durch Anschwellung des Ektoderms entstanden, wobei die im Inneren der Verdickung liegenden Zellen ihrer Gestalt nach den mesodermalen Zellen des Keimes ähnlich werden. Überhaupt weisen das Amnion und die seröse Hülle stellenweise bedeutende Verdickungen auf, aber alle diese Verdickungen sind ausschließlich durch Verdickung der ektodermalen Schicht entstanden.

Im Bereich des Rumpfes sind die seitlichen Falten verwachsen, aber die rechte und linke Hälfte der Cölomhöhle durch eine sekundäre Mesodermnaht getrennt geblieben[1].

Die hintere Amnionkappe ist normal entwickelt, da aber der Rumpf nur schwach entwickelt ist, so reicht er nicht bis in die Höhlung dieser Kappe hinein (Fig. 33 *C* und *D*).

Eine weitere Eigenthümlichkeit des hinteren Abschnittes besteht darin, dass sich im Bereich des Rumpfes auf der Oberfläche der serösen Hülle noch eine Amnionfalte gebildet hat, deren freier Rand ebenfalls verdickt ist (Fig. 33 *C*); weiter nach hinten ist diese Falte mit ihren Rändern an das Ektoderm der serösen Hülle angewachsen (Fig. 33 *D*) und hat auf diese Weise einen zweiten inneren, der Amnionhöhle ähnlichen Hohlraum abgegrenzt. Das Ektoderm der Faltenwandung ist verdickt und vielschichtig, das Lumen der Falte ganz eng, fast spaltförmig.

Der Keim selbst bietet eine eigenartige Eigenthümlichkeit, indem sich sein Nervenrohr nicht geschlossen hat, sondern offen geblieben ist und über die ganze Rückenoberfläche ausgewachsen ist und stellenweise auch auf die seitliche übergeht, und dabei eine gewundene, an verschiedenen Stellen verschieden dicke Nervenplatte bildet. Im vorderen Abschnitt (Fig. 33 *A*) kann man zwei Vertiefungen wahr-

---

[1] Hirota, On the Sero-Amniotic Connection and the Foetal Membranes in the Chick. Journ. Coll. Sc. Univ. Japan. Vol. VI. 1894.

nehmen, von deren Wandungen sich je eine in die Vertiefungshöhle hereinragende Einstülpung erhebt (*VO*). Die eine dieser Vertiefungen (auf der Zeichnung die linke) ist größer, und die in sie hereinragende Einstülpung besitzt eine von mesodermalen Zellen angefüllte Höhlung. In diesen Vertiefungen kann man die Augenblasen erkennen; ihre Einstülpung repräsentirt die Anlage der Retina, die mesodermalen Zellen ihrer Höhle dagegen die Anlage des Glaskörpers; die Linse ist nicht angelegt. Im Übrigen ist es schwierig sich über die Mehrzahl der Windungen der Nervenplatte und deren bisweilen mit Höhlungen versehenen Verdickungen (Fig. 33 *A*) mit Bestimmtheit auszusprechen, und viele dieser Windungen beruhen höchst wahrscheinlich auf rein mechanischen Bedingungen des Wachsthums.

Im hinteren Abschnitt des Kopfes befindet sich auf einer Seite (auf der Zeichnung Fig. 33 *A* die linke) ein Hörbläschen. Im hinteren Abschnitt des kurzen Rumpfes sehen wir die Nervenanlage in Gestalt einer fast die ganze Rückenseite einnehmenden und mit einer asymmetrisch liegenden Rinne versehenen Platte (Fig. 33 *C*). Überhaupt ist der Keim einigermaßen asymmetrisch gebildet: die Derivate des Ektoderms sind auf der linken (auf der Zeichnung) Seite des Keimes am besten zur Ausbildung gelangt, die linke Augenblase ist stärker entwickelt als die rechte, die rechtsseitige Gehörblase ist überhaupt nicht zur Entwicklung gelangt. Die übrigen Organe sind in bedeutendem Maße degenerirt. Die frühe Degeneration des Entoderms und seiner Derivate wird wahrscheinlich durch den Umstand bedingt, dass die Chorda weder in dem hinteren Abschnitt des Keimes noch in der Nackenregion vorhanden, und nur in der mittleren Region zur Entwicklung gelangt ist. Diese Theile haben wahrscheinlich fortgefahren zu wachsen, nachdem die Chorda bereits begonnen hatte der Degeneration zu verfallen, und in Folge dessen nicht mit ihnen weiter wachsen konnte. Die Hauptcharakteristik dieser Missbildung besteht im Wesentlichen darin, dass hier, wie bei der vorhergehenden, das Nervenrohr nicht geschlossen ist.

Eine etwas andere Gestalt zeigt eine viertägige Missbildung, zu deren Beschreibung ich jetzt übergehe. Die Blastodermscheibe hatte fast den ganzen Dotter umwachsen und mitten in einem kleinen gefäßreichen Felde, welches nur in seinem peripheren Theile Blut enthielt, lag der anormale Keim, in welchem zwei Anhäufungen von Blutkörperchen durchschimmerten (Taf. X, Fig. 6); in der Nähe des Keimes, im gefäßreichen Felde, schimmerte noch eine weitere Ansammlung von Blutkörperchen durch. Bei der Untersuchung an der

Hand von Schnitten erwies sich der Keim als sehr eigenartig. Sein vorderer Abschnitt war durch eine dreilappige Blase gebildet, welche unzweifelhaft ein embryonales Herz darstellte (Taf. XII, Fig. 35 *A*). Die Muscularis der unteren Wandung ist stark verdickt, und hier hat der Degenerationsprocess bereits begonnen. Ein Endocardium ist vorhanden. Das Herz liegt in der extraembryonalen Cölomhöhle, wobei sowohl im Darmfaserblatt, als auch in dem in der Region des Herzens dem Ektoderm anliegenden verdickten Mesodermbezirk zahlreiche Gefäße entwickelt sind. Die Gefäße des Darmfaserblattes stehen in unmittelbarer Verbindung mit dem rechten Lappen der Herzblase. Die unter dem Ektoderm gelegenen Gefäße stehen durch zwei neben einander liegende Gefäße mit denjenigen des Darmfaserblattes in Verbindung und sind wahrscheinlich durch Einwachsen dieser letzteren in das Hautfaserblatt entstanden. Weiter nach hinten setzt sich das Herz in zwei Gefäße fort, welche hinter dem Pharynx stark verbreitert sind und zwei von außen bemerkbare Anhäufungen von Blutzellen enthalten (Taf. X, Fig. 6 *Sg*). Im Allgemeinen aber sind die Gefäße des Keimes und der Keimscheibe sehr arm an Blutzellen. Unter dem hinteren Abschnitt des Herzens beginnt der Pharynx, welcher asymmetrisch entwickelt ist, und zwar ist sein Lumen auf der linken Seite wohl entwickelt, rechts dagegen in Gestalt einer geringen Vertiefung kaum angedeutet (Fig. 35 *B*). Kiemensäcke sind nicht vorhanden, und der Darm ist überhaupt in der mittleren und hinteren Partie des Keimes nicht entwickelt. Auf Schnitten, welche hinter dem Pharynx geführt sind, ist auf der linken Seite eine Falte des Amnions zu sehen, welche sich jedoch nicht weit erstreckt; die übrigen Amnionfalten sind nicht zur Ausbildung gelangt. Auf denselben Schnitten wurde eine ganz eigenartige und unerklärliche Eigenthümlichkeit beobachtet: zwischen der Oberfläche des Entoderms und derjenigen des Ektoderms besteht eine Verbindung durch einen leicht gewundenen, von flachen Zellen gebildeten spaltförmigen Kanal, welcher zwischen den beiden großen Gefäßen, welche vielleicht den Aortenästen entsprechen, liegt (Taf. XII, Fig. 35 *C*, *C.ent*). Dieser Kanal mündet mit einer weiten Öffnung auf der Oberfläche des Entoderms, und einer engeren Öffnung auf derjenigen des Ektoderms. In denselben Kanal mündet mit seinem vorderen Ende der in dorsoventraler Richtung ausgezogene und lateral zusammengedrückte ektodermale Kanal mit verdickten Wänden. Dieser Kanal geht auf den nachfolgenden Schnitten in die offene Nervenrinne über (Fig. 35 *E*).

Das Nervensystem erscheint demnach im vorderen Theile in Gestalt einer Rinne, welche vorn in eine Röhre mit vertikal spaltförmigem Lumen übergeht, während die Röhre mit ihrem unteren Ende (Neuroporus?) in den oben erwähnten, die Oberfläche des Ektoderms mit derjenigen des Entoderms verbindenden Kanal mündet. Die erwähnte Röhre stellt wahrscheinlich die Anlage des Gehirns dar, an welchem keine Hirnblasen sich gesondert haben. Unter der Nervenrinne liegt die normal entwickelte Chorda, und unter derselben die linke intraembryonale Cölomhöhle, welche die rechte Höhle nach dem rechten Rande hin verdrängt hat, so dass das Mesenterium auf der Seite liegt (Fig. 35 *D*). Die rechte Höhle ist von der extraembryonalen Höhle nicht geschieden, und beide nehmen keine große Ausdehnung ein, während die linke Höhle von der extraembryonalen der gleichen Seite getrennt ist. Überhaupt ist das linke Cölom viel stärker entwickelt, eben so ist im hinteren Abschnitt des Keimes der linke WOLFF'sche Gang vorhanden, während der rechtsseitige WOLFF-sche Gang fehlt. Im hinteren Abschnitt geht die Nervenrinne in eine röhrenförmige Erweiterung von unregelmäßig im Querschnitte dreieckiger Gestalt über (Fig. 35 *E*), und noch weiter nach hinten zu geht diese Erweiterung wieder in eine an der Rückenfläche liegende offene Rinne über (Fig. 35 *F*), worauf sich die Rinne wiederum zu einer Röhre umwandelt (Fig. 35 *G*), doch ist der Vorgang der Verschließung hier ein eigenartiger: ein Theil der Nervenanlage bleibt in Gestalt einer kleinen Rinne an der Oberfläche des Keimes bestehen, während der größte Theil der Anlage abgeschnürt wird und sich in Gestalt eines unregelmäßig dreieckigen Rohres unterhalb des Ektoderms lagert. Die Nervenanlage zerfällt demnach im hinteren Abschnitt in zwei Theile: einen oberen, welcher mit dem Ektoderm in Verbindung bleibt, und einen unteren, welcher unterhalb desselben liegt.

Von der oben erwähnten röhrenförmigen Verbreiterung geht auf dessen linker Seite noch ein hohler Fortsatz mit ovalem Lumen ab. Dieser Fortsatz (n^1) ist nach vorn gerichtet und hat eine ziemliche Länge (Fig. 35 *E* und *F*). Von derselben Erweiterung des Nervenrohres gehen kurze seitliche Vorsprünge (n) ab, welche mehr das Aussehen von Follikeln als von Fortsätzen haben. Die Höhlen der Follikel und des Fortsatzes stehen nicht in Verbindung mit dem Lumen der Hauptnervenrinne, aber ihre Gewebe gehen an gewissen Stellen unmittelbar in das Gewebe der Nervenanlage über. Im hinteren Abschnitt des Keimes bemerkt man im Inneren des Mesoderms

einzelne unregelmäßige Hohlräume, welche das in einzelne Theile zerfallene intraembryonale Cölom darstellen.

Das Einführen von 1 ccm $12^1/_2$%iger Kochsalzlösung gab folgende Resultate.

In einem Fall (Nr. 111) bildete sich nach viertägiger Incubation eine kleine Blastodermscheibe, welche jedoch eine äußerst unregelmäßige Gestalt mit eingeschnittenen Rändern hatte, und an deren Oberfläche sich zahlreiche Falten und Einbiegungen gebildet hatten, welche bald in den Dotter hineinragen, bald über die Oberfläche emporsteigen (Taf. XIII, Fig. 38 *A*). Die Blastodermscheibe besteht aus einem flachen Ektoderm und einem entodermalen Syncytium mit zahlreichen Kernen und Dotterkörnchen; zwischen diesen Blättern liegen hier und da einzelne Kerne zerstreut, welche wahrscheinlich dem Mesoderm angehören (Fig. 38 *B*). An einer Stelle lagert unter dem Ektoderm ein Häufchen degenerirender Zellen, wahrscheinlich ein Überrest des Keimes.

In einem anderen Falle (Nr. 90) hatte sich nach viertägiger Bebrütung eine eben solche ringförmige Blastodermscheibe gebildet wie bei Nr. 105 (p. 178), aber der Ring war in einer Richtung ausgezogen und hatte die Gestalt eines **S**-förmig gebogenen Plättchens (Taf. X, Fig. 7). Der Keim war degenerirt; die Blastodermscheibe, oder richtiger gesagt der Gürtel, bestand aus den drei typischen Schichten, war aber in ihrer ganzen Ausdehnung der Länge nach zusammengeschlagen, so dass das Ektoderm des Gürtels sowohl nach dem Dotter, als nach außen zu gerichtet war, und die obere und die untere Platte des Ringes mit dem Entoderm gegen einander zu lagen (Taf. XI, Fig. 30). Im Mesoderm sind hier und da Gefäße zu sehen, und in der Nähe des Keimes ein extraembryonales Cölom. Das Ektoderm bildet stellenweise Anschwellungen und massive Vorsprünge, welche zeigen, dass sein Wachsthum sich auch dann fortsetzte, als das Wachsthum der übrigen Schichten bereits unterbrochen war. Das Entoderm stellt ein unregelmäßig verdicktes Syncytium mit Dotterkörnchen dar, welche augenscheinlich zu der Zeit aufgenommen worden waren, als das Entoderm noch auf dem Dotter lag.

Ein weiterer viertägiger Keim (Nr. 89) war viel weiter in der Entwicklung vorangeschritten, war aber trotzdem der Degeneration verfallen, so dass keine Möglichkeit vorlag seinen Bau zu ergründen. Von außen stellte er eine unregelmäßige Masse dar, während man sich an Schnitten davon überzeugen konnte, dass ein Amnion nicht vorhanden war, dass das Nervenrohr sich geschlossen und vorn

eine Erweiterung gebildet hatte, und dass die Chorda im hinteren Abschnitt des Keimes unregelmäßige Windungen beschrieben hatte; der Bau der übrigen Organe konnte nicht aufgeklärt werden. Die Gewebe der Scheibe hatten ihre Lebensthätigkeit beibehalten, und man konnte eine eigenartige Veränderung des extraembryonalen Cöloms beobachten, welches sich als in eine Reihe von Hohlräumen von verschiedener Größe zerfallen erwies, in Folge stellenweisen Zusammenwachsens des Haut- und des Darmfaserblattes.

Weitaus das größte Interesse verdient ein vierter, dreitägiger Keim (Nr. 57). Die Blastodermscheibe hatte circa $^1/_4$ der ganzen Dotteroberfläche umwachsen. Der Gefäßhof ist arm an Gefäßen, und letztere enthalten keine Blutzellen. Der Keim zeigt einen vorderen Theil, welcher von dem hinteren Theil durch eine Einschnürung abgetheilt ist (Taf. X, Fig. 8). Das Amnion ist nicht entwickelt, aber die vordere Entodermfalte (croissant anterieur von Duval) ist gut ausgesprochen. Das Vorderende enthält einen wohlentwickelten Pharynx, welcher an seinem vorderen Ende vier blinde Fortsätze bildet; diese Fortsätze repräsentiren wahrscheinlich die Anlagen der Kiemensäcke, welche nicht nach außen durchgebrochen und unregelmäßig angeordnet sind (Taf. XII, Fig. 36 *A*). Auf der Dorsalseite des Kopfes befindet sich eine offene, etwas asymmetrisch liegende Nervenrinne (Taf. XII, Fig. 36 *B*, *C* und *D*). Diese Rinne verengert sich da, wo der Keim selbst schmäler wird, und erweitert sich dann zu einer breiten Platte, deren Ränder nicht nach innen eingebogen, sondern nach unten (unter die Platte) umgeschlagen sind (Fig. 36 *E*); im hinteren Theile wird die Nervenanlage durch die Medullarplatten gebildet (Fig. 36 *F*), während die Chorda, die Sinnesorgane und das Herz fehlen. Das Mesoderm ist nicht segmentirt, enthält keine Cölomsäcke und liegt seiner ganzen Ausdehnung nach dem Entoderm an. Im Entoderm kann man einen unmittelbar unter der Nervenanlage liegenden Theil, ferner derselben seitlich anliegende, aus hohen Zellen bestehende Abschnitte unterscheiden; diese hohen Zellen gehen nach außen wieder in niedere Zellen und am Rande der Scheibe, wie gewöhnlich, in die verdickten entodermalen Wülste über (Fig. 36 *C* und *D*).

Im hinteren Theil kann man Reste des Blastoporus erkennen, welcher wiederum in Gestalt eines engen Spaltes auftritt, aus welchem ein konischer, aus mesodermalen Zellen bestehender Vorsprung hervorragt (Fig. 36 *F*). Das Entoderm ist in diesem Bezirk nicht von dem Mesoderm geschieden. Man könnte annehmen, dass dieses

Wärzchen nur dem Mittelfeld der Primitivplatte der Reptilien, welche sich in das Darmfaserblatt fortsetzt, entspricht, während das Randfeld, welches sich in das Hautfaserblatt fortsetzt, nicht zur Entwicklung kommt. Nur auf wenigen Schnitten kann man eine schwache Proliferation der Zellen im Gebiete des Blastoporusrandes bemerken. Die Verdickungen des Mesoderms in der Umgebung des Nervenrohres, welche nicht segmentirt sind und in Folge dessen selbstverständlich nicht mit Somiten verglichen werden können, werden wahrscheinlich einfach dadurch hervorgerufen, dass die primäre Leibeshöhle in der Nähe des Nervenrohres umfangreicher ist, und von dem Mesoderm erfüllt wurde.

Alles dieses führt mich zu der Schlussfolgerung, dass bei diesem Keim keine Theilung des Mesoderms in zwei Blätter erfolgt ist, oder dass, richtiger ausgedrückt, das Hautfaserblatt gar nicht entwickelt ist.

Der Keim Nr. 112 zeigte nach viertägiger Incubation folgende Eigenthümlichkeiten. Die Blastodermscheibe hat die Hälfte der Dotteroberfläche umwachsen, der Gefäßhof ist gut entwickelt, der Keim selbst ist aber in bedeutendem Maße der Degeneration verfallen (Taf. X, Fig. 9). Vor dem Keime liegt eine von oben geschlossene, unregelmäßig geformte Höhle, welche weiter nach hinten in eine offene Rinne übergeht. Die Wandung dieser Höhle wird durch vielschichtiges verdicktes Ektoderm, darauf durch eine Schicht locker angeordneter sternförmiger Zellen mit langen Ausläufern und schließlich durch die Hautfaserschicht des Mesoderms aufgebaut. Obgleich diese sternförmigen Zellen ihrer Gestalt nach Mesodermzellen gleichen, so erscheint es doch wahrscheinlich, dass sie in den meisten Fällen modificirte Ektodermzellen repräsentiren. Wenigstens unterscheiden sie sich nach ihrem Aussehen nicht sehr scharf von den tiefer liegenden echten Ektodermzellen, mit welchen sie durch Fortsätze verbunden sind (Taf. XII, Fig. 37 *A*). Die erwähnte Höhle stellt wahrscheinlich eine Amnionhöhle dar, welche durch die vordere Falte gebildet und in ihrem vorderen Theil geschlossen ist; im vorderen Abschnitt des Keimes sind Anlagen der seitlichen Falten zu sehen. Auf den folgenden Schnitten erscheint in erster Linie das vor dem Gehirn liegende Herz, welches zum Theil degenerirt ist. Die übrigen Theile des Keimes sind degenerirt, doch kann man noch konstatiren, dass das Gehirn, die Hörbläschen, das Rückenmark, die Chorda, der Pharynx mit unregelmäßig gefältelten Wandungen und der hintere Abschnitt des Darmes angelegt sind. Das Cölom ist deutlich aus-

gesprochen, aber die Somiten sind degenerirt und die Segmentationshöhle ist verschwunden.

Für die betreffende Missbildung haben wir demnach die charakteristische Erscheinung, dass das Herz nach vorn verlagert ist, während die vordere Amnionkappe den Kopf nicht bedeckt, und dass augenscheinlich die Blastodermscheibe und das Amnion im Wachsthum auch dann noch fortgefahren haben, nachdem der Keim sein Wachsthum eingestellt hat. Dagegen hat die Wandung dieser Höhle, wahrscheinlich auf Kosten des Ektoderms, eine Verdickung erfahren. Im Ektoderm dieses Bezirkes wurden karyokinetische Figuren beobachtet, welche aber eigenartig modificirt sind: statt der achromatischen Spindel fand ich eine ovale helle Vacuole, an deren Polen die Chromosomen liegen. Wahrscheinlich hatte sie sich in Folge von Ansammlung von Flüssigkeit im Centrum der achromatischen Spindel gebildet, welche die sehr verfeinerten achromatischen Fasern nach der Peripherie der Vacuole gedrängt hat (Fig. 37 *B*).

Das Einführen von 1 ccm 25%iger Kochsalzlösung ergab nachstehende Resultate: In einem Falle war der Keim völlig normal gebildet, hatte aber am Ende des dritten Tages nur 14 Paare Somiten, und auf seinen Hirnblasen waren mit großer Deutlichkeit die von Hill gerade für das 33stündige Stadium beschriebenen Segmente zu unterscheiden (seine Fig. 30, Taf. XXIX)[1]. In den übrigen Fällen wurden mehr oder weniger bedeutende Abweichungen konstatirt. In einem Falle (Nr. 6) erwies sich nach dreitägiger Incubation, dass die Keimscheibe nur 1/3 des Dotters umwachsen hatte. Der Keim selbst stellte eine kleine ovale Platte dar, welche unmittelbar über einer Anhäufung des weißen Dotters lag. Die gesammte Platte repräsentirt die Anlage des Nervensystems in Gestalt einer vielschichtigen, ziemlich beträchtlichen Verdickung des Ektoderms, welche auf der Oberfläche des Keimes verblieben ist, wobei nur der vordere Rand der Platte leicht eingebogen ist (Taf. XII, Fig. 34). Unterhalb und außerhalb der Nervenplatte liegen, besonders im hinteren Bezirk der Scheibe, zahlreiche erweiterte Gefäße, welche fast gar keine Blutkörperchen enthalten. Im vorderen Theile findet sich eine kleine Anhäufung des Mesoderms. Das Entoderm tritt in Gestalt einer Schicht von Zellen unterhalb des Keimes auf, und geht an den Rändern der Scheibe wie gewöhnlich in die Randverdickungen über.

---

[1] Hill, Developmental History of Primary Segments of the Vertebrate Head. Zool. Jahrbücher. Bd. XIII. 1899.

Was die übrigen Organe (Chorda, Somiten) betrifft, so konnten deren Verhältnisse nicht klargelegt werden, da die Gewebe des Keimes theilweise degenerirt waren. Die Untersuchung des Randes der Blastodermscheibe an der Hand von Schnitten zeigt, dass das Mesoderm sich nicht bis an den Rand selbst erstreckt, und dass dieser letztere durch das verdickte Randentoderm und das gleichfalls verdickte vielschichtige Ektoderm gebildet wird (vgl. Taf. XIII, Fig. 39 *B*). Man erhält den Eindruck, als ob die Ausbreitung des Ektoderms über die Oberfläche des Dotters durch irgend etwas aufgehalten worden wäre; da aber die Ektodermzellen fortfuhren sich zu vermehren, so entstand die erwähnte mehrschichtige Verdickung.

Ein anderes Ei (Nr. 35) enthielt nach viertägiger Incubation eine Keimscheibe, welche $^1/_3$ der Dotteroberfläche umwachsen hatte. Der Gefäßhof war entwickelt, aber nur die Gefäße des hinteren Abschnittes des Feldes enthielten die Blutkörperchen. Der Keim, dessen Gewebe zu degeneriren begonnen hatten, stellt einen unregelmäßig geformten Körper vor, welcher sich nach hinten in einen schwanzartigen Fortsatz verlängert (Taf. X, Fig. 10). Der vordere Abschnitt enthält die Anlage des Nervensystems in Gestalt einer unregelmäßigen Blase, deren untere Wandung bereits der Degeneration verfallen ist (Taf. XIII, Fig. 39 CM^2), allein die Nervenanlage hat sich nicht in ihrer ganzen Ausdehnung unter das Ektoderm versenkt, sondern ein Theil ist in Gestalt einer Nervenplatte auf der Oberfläche verblieben (CM^1) (vgl. Taf. XII, Fig. 35 *G*). Hinten ist die Nervenblase (CM^2) mit dem Ektoderm an zwei Punkten im Zusammenhang geblieben, von denen der hintere den Charakter eines Neuroporus aufweist (*ect.n.2*), während die vordere Verbindung (*ect.n.1*) die Gestalt eines soliden Stranges besitzt. Das von engen, fast gar keine Blutkörperchen enthaltenden Gefäßen durchzogene Mesoderm bildet eine schwanzförmige Anhäufung am Hinterende der Blase. Eine Segmentation des Mesoderms ist nicht zu bemerken. Das extraembryonale Cölom ist wohl entwickelt, die Verhältnisse innerhalb des Keimes dagegen schwer zu unterscheiden, da ein beträchtlicher Theil des Mesoderms der Degeneration verfallen ist. Das Entoderm ist mit den charakteristischen Randverdickungen versehen. Das Ektoderm ist am Rande der Scheibe verdickt, und bildet zahlreiche solide Falten (Taf. XIII, Fig. 39 *B*). Ähnliche Falten trifft man auch in den anderen Theilen des extraembryonalen Ektoderms an (Fig. 39 *A*, *R.ect*). Schnitte durch den Rand der Keimscheibe zeigen, dass das Entoderm weiter als das Ektoderm, und dieses weiter als das Mesoderm angewachsen ist (Fig. 39 *B*).

Ich gehe nunmehr zur Wirkung der 33%igen Kochsalzlösung über. In einem Falle (Nr. 46) stellte der Keim nach $3\frac{1}{2}$ Tagen eine sehr kleine Blastodermscheibe vor, welche aus gleichartigen runden Zellen mit blasenförmigen Kernen und deutlicher Neigung zur Degeneration bestand. In der Mitte ist die Scheibe dick und in den Dotter versenkt, an den Rändern dagegen geht sie in einen dünnen, stellenweise sogar einschichtigen Saum über (Taf. XIII, Fig. 40). Im dicksten Bezirk des mittleren Theils der Scheibe befindet sich eine unregelmäßig gestaltete excentrisch liegende Höhle, welche an eine Segmentationshöhle erinnert, und deren centraler Theil sich mit Zellen anzufüllen beginnt. An der Oberfläche des Keimes ist hier und da eine Deckschicht mit flachen Zellen zu bemerken.

In zwei Fällen (Nr. 45 und 2) enthielten die Eier nach $3\frac{1}{2}$ Tagen Keime mit Anlagen der Organe (Nervenrohr oder -rinne, Chorda etc.), welche jedoch bereits der Degeneration verfallen waren. Die Gewebe der Scheibe hatten bald ihre Lebensfähigkeit beibehalten (Nr. 2), bald waren auch sie der Degeneration verfallen. In ersterem Falle waren das Mesoderm und die Gefäße der Blastodermscheibe nur in unmittelbarer Nähe des Keimes zur Entwicklung gelangt.

Ein Keim (Nr. 37), welcher nach 4tägiger Incubation untersucht wurde, wies folgende Abweichungen auf. Der Rand der Keimscheibe, welche weniger als $\frac{1}{3}$ der Dotteroberfläche umwachsen hatte, ist uneben, und die Scheibe selbst ist von rhombischer Gestalt. Der Gefäßhof ist entwickelt, aber die Gefäße enthalten fast gar keine Blutkörperchen. Die äußere Form des Keimes ist unregelmäßig und bringt die Anordnung der Organe nicht zum Ausdruck; Schnitte dagegen zeigten folgendes Verhalten. Das Amnion ist im vorderen Abschnitte noch nicht geschlossen (Taf. XIII, Fig. 41 *A*), während beide Falten (die rechte wie auch die linke) an den Rändern je mit einer Verdickung des Ektoderms enden. Im mittleren und hinteren Abschnitt ist das Amnion geschlossen. Die Oberfläche der serösen Hülle sowie die innere Oberfläche des Amnion weisen zahlreiche solide Falten und Verdickungen auf (Fig. 41 *B*, *R.ect*). Eben so ist auch das Entoderm am Rande der Keimscheibe verdickt, wobei diese Verdickung des Entoderms nicht nur über den Rand des Ektoderms hinauswächst, sondern sich sogar bisweilen auf die Oberfläche des letzteren umschlägt, und dessen Rand bedeckt (vgl. Fig. 39 *B*). Alles dieses weist auf ein Hindernis in der Ausbreitung (nicht aber auf einen Stillstand im Wachsthum) des Ektoderms auf der Oberfläche des Dotters hin. Am Gehirn kann man einen vorderen Theil (Fig. 41 *A*, *MC*)

unterscheiden, von dessen unterer Oberfläche die Augenblasen entspringen (*VO*). Der Abschnitt, welcher wahrscheinlich dem Zwischenhirn entspricht, hat auf seiner Oberfläche einen wohlentwickelten unpaaren Fortsatz, welcher wahrscheinlich die Anlage der Epiphysis darstellt. Der hintere Abschnitt (Fig. 41 *B*), unter welchem das winkelig nach unten umgeschlagene Chordaende liegt, ist noch nicht verschlossen und seine Höhle steht mit der Amnionhöhle in Kommunikation. Das Rückenmarkrohr ist geschlossen und bildet eine unregelmäßige Krümmung in der Mitte seines Verlaufs, wobei hinter derselben keine Chorda mehr vorhanden ist. Die sonstige Konfiguration der Nervenanlage ist völlig anormal; die Sinnesorgane fehlen vollständig. Die Gegend des Herzens und des Pharynx ist degenerirt. Die Gefäße bilden unregelmäßige Erweiterungen und enthalten fast gar keine Blutzellen. Das extraembryonale Cölom ist wohl entwickelt. Die intraembryonalen Verhältnisse konnten nicht aufgeklärt werden, da das Mesoderm bereits an vielen Stellen zu zerfallen und zu degeneriren begonnen hatte. Das Entoderm bildet unregelmäßige Falten und Biegungen.

In einem anderen Ei (Nr. 3), welches einer Incubation von 3 Tagen ausgesetzt worden war, hatte die Keimscheibe fast $^1/_2$ des Dotters umwachsen. In der Mitte des nur an einigen Stellen Blutköperchen enthaltenden Gefäßfeldes lag ein anomaler Keim (Taf. X Fig. 11). Vor diesem lag ein kleiner Plexus von Gefäßen, welche einen größeren Durchmesser hatten als die Gefäße des übrigen Gefäßhofes. Schnitte lassen erkennen, dass dieses Geflecht unter einer Vertiefung liegt, welche sich in den Dotter versenkt und aus allen drei Schichten der Keimscheibe gebildet wird (Taf. XIII, Fig. 43 *A*). Nach vorn zu schließen die Ränder der Vertiefung an einander, und letztere hat hier auf Schnitten das Aussehen eines geschlossenen Hohlraumes. Es ist sehr wahrscheinlich, dass wir es hier mit einer eigenartigen Modificirung der vorderen Amnionfalte zu thun haben, welche hier als selbständiger Abschnitt auftritt. Da an dieser Stelle die Trennung des Mesoderms in das Hautfaser- und das Darmfaserblatt nicht ausgesprochen ist, so erscheint das Schema der Anordnung der embryonalen Blätter anders als bei der normalen Entwicklung der Amnionfalten. Die auf der Zeichnung rechterseits in der Masse der Falte sichtbare geschlossene Höhle (*c.end*) ist mit Entoderm ausgekleidet und keine Höhle des Cöloms.

Die Gefäße des Plexus stehen hinten mit denjenigen des Keimes und vorn mit den Gefäßen der Area vascularis in Verbindung. Die

Gewebe des Keimes haben in dessen vorderem und hinterem Abschnitt ihr normales Aussehen erhalten, im mittleren Theil dagegen haben sie angefangen zu degeneriren, und die Mesodermzellen dringen von unten in das Lumen des Nervenrohrs ein (Taf. XIII, Fig. 43 *D*).

Im vorderen Theil des Keimes befinden sich die schwach entwickelten seitlichen Amnionfalten (Fig. 43 *B*). Im hinteren Theil sind keine Amnionfalten vorhanden.

Der Rand der Keimscheibe verdient besondere Beachtung (Fig. 43 *H*). Das Entoderm mit seinen von Dotterkörnchen erfüllten Zellen hat das normale Aussehen, aber das Ektoderm bildet in nicht allzugroßer Entfernung vom Rande zahlreiche solide Wülste. Das Hautfaser- und das Darmfaserblatt reichen nicht bis an den Rand der Scheibe, während sich das Ektoderm, sogar in Gestalt einer einschichtigen Platte etwas über den Rand des Entoderms hinaus erstreckt. Die erwähnten Wülste können auch in anderen Theilen des Keimscheibenektoderms beobachtet werden. Auch das Entoderm bildet unregelmäßige Falten, welche in den Dotter eindringen und in ihrem Inneren Gefäße enthalten.

Es ist auch hier augenscheinlich, dass das Flächenwachsthum des Ektoderms und des Entoderms zwar vor sich gegangen ist, dass aber ihrer Ausbreitung auf der Oberfläche des Dotters ein Hindernis im Wege gestanden hat. Das Nervenrohr wird durch eine unregelmäßige dem Gehirn entsprechende Erweiterung und das geschlossene Rückenmarksrohr repräsentirt. Am Gehirn kann man auf Querschnitten vier symmetrisch gelagerte Theile unterscheiden (Fig. 43 *C*), wobei die Ränder des Gehirnrohres an der Dorsalseite, obgleich sie bereits unter das Ektoderm versenkt sind, nicht an einander stoßen, so dass das Nervensystem im Bezirk des einzigen Hörbläschens (Fig. 43 *C, VA*) in Form einer Rinne auftritt. Es ist übrigens nicht ausgeschlossen, dass die obere Wandung des Nervenrohrs in Folge von Degeneration verschwunden ist.

Im Rumpfabschnitt ist das Nervenrohr, unter welchem die Chorda liegt und welches zugleich mit dieser letzteren von einer dünnen Mesodermschicht umgeben wird, fast überall geschlossen, und sein Lumen anormal groß. An einer Stelle (Fig. 43 *D*) hat das Nervenrohr an der Unterseite eine Spalte. Ferner liegt im Rumpf links von dem Nervenrohr (Fig. 43 *E* und *F*) ein Sack (n^1) mit Auswüchsen (n^2). Die Zellen dieses Sackes gleichen Ektodermzellen, und liegen bisweilen dem Nervenrohr dicht an. Was dieser Sack vorstellt, konnte nicht sicher festgestellt werden, doch kann man annehmen,

dass er einem abgesonderten und unregelmäßig wuchernden Bezirk des Nervenrohrs entspricht.

Der hintere Abschnitt des Nervenrohrs und der Chorda sind nach unten umgebogen, und die Chorda liegt an dieser Stelle neben dem Nervenrohr (Fig. 43 *G*). Das extraembryonale Cölom ist gut entwickelt (mit Ausnahme des vorderen Theiles des Gefäßhofes), während ein intraembryonales Cölom nicht zu bemerken war. Dieses letztere wurde wahrscheinlich in Folge starker Entwicklung der Gefäße rückgebildet. Augenscheinlich repräsentiren alle im Körper des Keimes beobachteten Höhlen Blutgefäße (*V*), welche eine starke Wucherung durchgemacht haben, aber sehr arm an Blutzellen sind. Im hinteren Abschnitt des Keimes stehen diese Gefäße in Verbindung mit den Gefäßen der Area vasculosa. Die Gefäße sind in Folge der Erweiterung ihres Lumens überall dünnwandig, und es erscheint unmöglich zu bestimmen, welcher Theil des Gefäßsystem dem Herzen entspricht. Vielleicht repräsentiren gewisse Theile des vorderen Gefäßplexus ein eigenartig modificirtes und dabei verlagertes Herz? Überhaupt ist das Mesoderm des Keimes außerordentlich schwach entwickelt und stark nach der Peripherie der ausgewachsenen Gefäße verlagert. Eine Anlage des Darmes ist nicht zu sehen, aber das Entoderm bildet unregelmäßige Falten, in deren Innerem Höhlungen liegen, welche sich ihrem Charakter nach nicht von den Blutgefäßen unterscheiden, jedoch eines Endothels entbehren und keine Blutkörperchen führen.

Weiter habe ich 1 ccm 1% oder 12,5%iger Kochsalzlösung in Eier eingeführt, welche bereits 2 Tage bebrütet worden waren, und ließ sie sich während 2 oder 3 Tagen weiter entwickeln. Nur in einem Ausnahmefalle wurde ein normaler Keim beobachtet (welcher nach 4 Tagen das Aussehen eines 68stündigen Keimes erreicht hatte), gewöhnlich aber ruft die Einführung von Lösung in bereits bebrütete Eier eine Degeneration des Keimes hervor, und die Entwicklung kommt sehr bald zum Stillstand. Missbildungen treten dabei nicht auf, und wenn der Keim seine Umrisse verändert (z. B. sackförmig wird), so ist dies die Folge der in ihm vorgehenden Zerstörungsprocesse.

Bei der Degeneration erweisen sich die Blastodermscheibe und die Embryonalhüllen am widerstandsfähigsten, während innerhalb der Scheibe die Area vasculosa, und besonders der Keim der Degeneration weniger Widerstand leisten; letzterer degenerirt zu allererst. Die Zerstörung der Gewebe im Keim, und eben so in der Area

vasculosa, beginnt mit dem Mesoderm (im Keim am häufigsten mit den Somiten und mit den Gefäßen in der Area vasculosa); dabei verwandeln sich die Kerne der Mesodermzellen in homogene, stark färbbare Ansammlungen abgestorbenen Chromatins. Bei der Zerstörung der Gefäßwandungen erfüllen die Blutkörperchen alle Höhlungen und ersetzen die degenerirenden Organe, so dass der Keim sich schließlich in einen mit Blutzellen angefüllten Sack verwandelt.

Das Ektoderm und die in seiner Nähe liegenden Mesodermzellen sind am widerstandsfähigsten, während man von den inneren Organen die Umrisse des Nervenrohrs, und zwar seine oberen (dem Ektoderm zunächst liegenden) Bestandtheile am längsten unterscheiden kann. In dem Nervenrohr beginnt die Degeneration außerordentlich früh, und diese Widerstandskraft kann nur durch die Mächtigkeit und Dicke seiner Wandungen erklärt werden. In der Blastodermscheibe und der Area vasculosa zeigt sich das Entoderm am widerstandsfähigsten, welches sich im Process der Aufnahme von Dotter, und folglich in dem günstigsten Ernährungszustand befindet; doch treten die allerersten Anzeichen degenerativen Charakters, und zwar die blasenförmige Gestalt der Kerne, die Bildung eines Syncytiums (in anderen Fällen der Übergang zur direkten Kerntheilung) im Dotterentoderm bisweilen schon dann auf, wenn alle übrigen Gewebe noch fast normal sind.

Die Wirkung der 1%igen Kochsalzlösung kommt, abgesehen von der Verzögerung in der Entwicklung und der Degeneration des Keimes und des Zerreißens der Blastodermscheibe (gürtelförmige Scheibe) auf folgende Erscheinungen hinaus:

1) Stillstand in der Entwicklung des Amnions, Verdoppelung der Amnionfalten und eigenartige Modifikationen des Amnions bei gleichzeitigem Fehlen eines Keimes.

2) Unregelmäßige Krümmung des Keimes und seiner einzelnen Organe.

3) Unvollständige Schließung der Nervenanlage und ihre Deformationen (Bildung von Falten, Auswachsen, Zerfall in Theile).

4) Unvollständige Entwicklung des Gehirns, der Sinnesorgane, der Kiemensäcke u. a. m.

5) Verlagerung des Herzens nach vorn, und bisweilen unvollkommene Entwicklung desselben.

6) Erweiterung der Gefäße und Verminderung der Quantität der Blutzellen sowohl in relativer als in absoluter Hinsicht.

7) Vergrößerung der primären Leibeshöhle.

8) Unvollständige Entwicklung des hinteren Rumpfabschnittes, und asymmetrische Entwicklung der Organe (Cölom, Pharynx, Sinnesorgane).

Die Wirkung einer 12,5%igen Salzlösung ist ähnlich derjenigen einer 1%igen Lösung. Wie diese ruft sie die Degeneration des Keimes und die Bildung einer gürtelförmigen Scheibe hervor, jedoch bildet die Blastodermscheibe dabei Falten und Einbiegungen und ist überhaupt deformirt. Die ungleichmäßige Hemmung in der Entwicklung der verschiedenen Blätter führt zur Entstehung von Wülsten auf dem Ektoderm. Eine Verlagerung des Herzens nach vorn wurde bei Einwirkung dieser wie jener Lösung beobachtet. Die Wachsthumshemmung im hinteren, aus mehr indifferenten Zellen bestehenden Abschnitt des Keimes Nr. 57 (Taf. XII, Fig. 36), welche zur Nichtentwicklung des Hautfaserblattes und der Chorda führt, erinnert an die Entwicklungshemmung im hinteren Rumpfabschnitt des Keimes Nr. 82 (Taf. XI, Fig. 31), doch ist der Stillstand hier auf einem früheren Stadium erfolgt, als bei Nr. 82.

Der Nichtverschluss des Nervenrohres ist ebenfalls eine Erscheinung, welche bereits bei der Wirkung von beiden Lösungen beobachtet wurde. Sieht man von der Theilung des extraembryonalen Cöloms in Nr. 89, und von der Abtrennung dieses Cöloms von dem intraembryonalen Ei Nr. 115 ab, so übt die 12,5%ige Lösung genau dieselbe Wirkung aus wie die 1%ige, nur ist diese Wirkung bedeutend energischer und wird von der Krümmung und Deformirung einzelner Theile der Scheibe und des Keimes begleitet.

Die Einführung 25%iger Lösung bewirkt so bedeutende Degeneration der Gewebe des Keimes, dass es ganz unmöglich wird sich die Verhältnisse der Organe klar zu machen, doch scheinen die Abweichungen darin zu bestehen, dass die Nervenanlage sich nicht schließt, oder dass dieselbe nur in ihrem hinteren Abschnitt unter dem Ektoderm versenkt wird und sich schließt, während der übrige Theil an der Oberfläche verharrt (Nr. 35). Diese Wirkung wird bisweilen auch bei Einführung von 1%iger Lösung beobachtet (Nr. 115). Eben so kam eine Erweiterung der Gefäße, eine unvollständige Entwicklung des Amnions und ein Stillstand in der Ausbreitung des Randes der Blastodermscheibe zur Beobachtung, d. h. Erscheinungen, welche bei der Einwirkung schwächerer Lösungen eintreten.

Die Einwirkung 33%iger Lösung ruft eine Degeneration des Keimes, und bisweilen der ganzen Scheibe hervor; hier und da resultirt ein Entwicklungsstillstand auf einem sehr frühen Stadium,

dessgleichen eine Erweiterung der Gefäße, eine Deformation des Nervenrohrs, welche bisweilen von einer Erweiterung seines Lumens begleitet wird, und schließlich ein Stillstand in der Ausbreitung des Blastodermscheibenrandes und des Amnions. Man darf vermuthen, dass in diesen sowohl, wie in den vorhergehenden Fällen der Ausbreitungsstillstand dieser Theile gerade von dem Wachsthumsstillstand des Mesoderms abhängig war, da das Entoderm ebenfalls Neigung zeigt Falten zu bilden (Nr. 37) und an Dicke zuzunehmen.

Die Einführung von 1 % oder 12,5 %iger Lösungen in Eier, welche bereits bebrütet worden waren, ruft eine Degeneration des Keimes hervor, und diese Erscheinung bestätigt die von früheren Forschern aufgestellte Regel, dass nämlich die Wirkung der Lösungen um so kräftiger ist, je weiter die Entwicklung des Keimes bereits vor sich gegangen ist (Wilson, 1897, siehe den allgem. Theil).

4. Saccharum uvicum.

Die Einführung von 1 ccm 25 %iger Traubenzuckerlösung vor der Bebrütung ruft entweder eine bisweilen recht unbeträchtliche Entwicklungshemmung hervor, öfters aber Abweichungen, welche weiter unten beschrieben werden sollen.

Zwei Keime erreichten nach siebentägiger Bebrütung das ungefähre Alter von 46—52stündigen normalen Keimen, ein anderer Keim entsprach nach 6 Tagen dem 96stündigen Stadium.

Die Einführung von 2 ccm 25 %iger Lösung führt augenscheinlich schon in den ersten Tagen zu einem vollständigen Stillstand der Entwicklung und zur Degeneration. Die Einführung von 2 ccm 25 %iger Lösung von Traubenzucker in Eier, welche einer vorhergehenden zweitägigen Bebrütung unterworfen worden waren, ruft keine scharf ausgesprochenen Abweichungen hervor, obgleich bisweilen einige Verzögerungen in der Entwicklung und anormale Krümmungen des Keimes beobachtet wurden. So entsprach in einem Fall der Keim nach 5 Tagen (vom Beginn der Bebrütung an gerechnet) annähernd einem 60stündigen normalen Keim. Ein anderer Keim war zwar in der Entwicklung nicht zurückgeblieben, aber sein hinterer Theil war umgebogen, so dass er mit der rechten und nicht mit der linken Seite dem Dotter zugewendet war, und die Allantois nicht auf der rechten, sondern auf der linken Seite lag. Ein dritter, 5 Tage alter Keim war fast normal, und das Zurückbleiben in seiner Entwicklung lag innerhalb der bei normalen Bedingungen beobachteten Schwankungsgrenzen.

Bei Einführung von 1 ccm 25%iger Lösung vor der Bebrütung ist die Entwicklungshemmung an einem Ende des Keimes oft schärfer ausgesprochen als an seinem anderen Ende. So zeigte ein Keim nach dreitägiger Incubation eine sichtbare Hemmung der Entwicklung seines vorderen Abschnittes. In diesem Keim konnte man 18 Somite unterscheiden (Taf. X, Fig. 12), was einem annähernd 38—40stündigen Stadium entspricht, während der Kopf sich auf dem Stadium eines 30stündigen Keimes befand, wobei die Rückennaht des Nervenrohrs nicht nur nicht zugewachsen ist, sondern eine weite Öffnung gebildet hat. Das Amnion bedeckt schon das zweite Somitenpaar. Die Blastodermscheibe war sehr klein.

Von den nach Einführung von 1 ccm 25%iger Lösung im Eiweiß erhaltenen Missbildungen werde ich drei Fälle beschreiben, von welchen zwei ein und demselben Typus angehören.

In einem Fall (Nr. 107) wurden nach viertägiger Incubation folgende Verhältnisse beobachtet. Das Gefäßfeld war gut entwickelt und das Herz pulsirte, aber der Keim wies beträchtliche Anomalien auf (Taf. X, Fig. 14). Das Herz lag außerhalb des Keimes, war bedeutend nach links verlagert, und befand sich, wie das Studium von Schnitten erwies, in dem extraembryonalen Cölom. Der ganze Keim war nach der rechten, und nicht nach der linken Seite gewendet. Der Kopfabschnitt zeigte äußerlich eine außerordentliche Entwicklung. Von den Extremitäten waren die vordere linke und die hintere rechte gut entwickelt; die hintere linke Extremität war schwächer entwickelt als die hintere rechte, während die vordere rechte gar nicht entwickelt war. Das Amnion war gut und normal entwickelt. Die Allantois fehlte vollständig. Alle Gewebe waren lebend, die karyokinetischen Figuren, namentlich in den Nervenanlagen, zahlreich vertreten. Das Studium der Schnitte ergab folgende Resultate. Das Gehirn und der vordere Abschnitt des Rückenmarks waren nicht nur nicht verschlossen, sondern hatten die Gestalt einer breiten Platte, welche die ganze dorsale Oberfläche des Keimes bedeckte (Taf. XIV, Fig. 45). In dem Kopfabschnitte dieser Platte hat die Faserschicht an ihrer unteren Oberfläche sich zu differenziren begonnen. Die Platte hatte zwei asymmetrisch gelagerte und unregelmäßig gestaltete Vertiefungen gebildet (Fig. 45 *A*, *B*) (eine rechte, kleinere, weiter nach vorn zu, und eine linke, größere, mehr nach hinten zu liegende), welche stellenweise (auf Schnitten) die Gestalt verschlossener unregelmäßig gestalteter Röhren haben (*VO*). Das Nervengewebe hatte an einigen Punkten Anhäufungen einzelner Follikel (Fig. 45 *A* und *B*)

mit kleinen inneren Hohlräumen gebildet. Es ist kaum anzunehmen, dass diesen Follikeln irgend welche morphologische Bedeutung zukommt, und sie verdanken ihre Entstehung höchst wahrscheinlich rein mechanischen Wachsthumsbedingungen. Eine solche breit-plattenförmige Gestalt hat das Rückenmark sogar im Niveau der Abgangsstelle der Lungenanlagen (Fig. 45 *E*). Weiter nach hinten zu ist das Nervenrohr zwar offen, nähert sich aber der normalen Gestalt; zu seinen Seiten liegen deutliche Anlagen der Ganglien. Im allerhintersten Abschnitt (Fig. 45 *F*) ist das Rohr geschlossen, ist aber im Niveau der hinteren Extremitäten nach der Seite gedreht, indem die Rückennaht leicht nach der rechten Seite hin gewendet ist; dabei ist noch eine ununterbrochene Ganglienplatte vorhanden, welche stellenweise in das Lumen des Rohres hineinragt und die auf der rechten Seite liegende Rückennaht mit ihrer Masse verstopft. Dies ist mit besonderer Deutlichkeit im Bezirk der kleinen, durch das Nervenrohr in seinem hinteren Abschnitt gebildeten Erweiterung zu sehen.

An der Unterfläche des Kopfes (Fig. 45 *A*) findet sich eine mit hohem Ektoderm ausgekleidete Vertiefung. In ihrem vorderen Abschnitt hat diese Vertiefung große Ähnlichkeit mit der Anlage der Linse, weiter nach hinten geht sie in eine breitere, aber weniger tiefe und mit dünneren Wandungen versehene Vertiefung über (*B*). Die erwähnte Vertiefung erstreckt sich über eine sehr bedeutende Entfernung hin und repräsentirt, wie man annehmen muss, die außerordentlich ausgewachsene Anlage der rechtsseitigen Linse.

Die zu derselben herantretende, unregelmäßige Fortsätze und Vorsprünge bildende Vertiefung der Nervenanlage (*VO*) muss als die Anlage der rechtsseitigen Augenblase aufgefasst werden, welche sich durch Wucherung stark ausgebreitet hat. Eine andere Vertiefung des verdickten Ektoderms, welche von der unteren Kopffläche, hinter der rechten Kiemenspalte, abgeht, und mit ihrem blinden Ende an die Vertiefung der Nervenplatte herantritt, repräsentirt das rechtsseitige Gehörbläschen (Fig. 45 *C* u. *D*), welches jedoch auch durch Wucherung vergrößert ist und seine Gestalt verändert hat. Man darf nicht vergessen, dass die seitlichen Portionen des Kopfektoderms durch das Wuchern der Nervenplatte nach unten verschoben werden und zu unteren Partien geworden sind, wodurch auch der Abgang des Gehörbläschens von dem Ektoderm der unteren Oberfläche erklärt wird.

Die Chorda beginnt erst hinter dem Niveau des Abgangs der Lungenanlagen, und liegt Anfangs unter der rinnenförmigen, am linken

Rande gelegenen Vertiefung der Nervenanlage, weiter nach hinten — unterhalb der Nervenrinne, und im hinteren Rumpfabschnitt auf der linken Seite des Nervenrohrs. Im Rumpfe sind die Muskelplatten, der WOLFF'sche Gang und die Nephridialkanälchen deutlich ausgeprägt. Die Gefäße sind gut entwickelt, liegen aber oft asymmetrisch, und bald verengt, bald plötzlich erweitert, verschmelzen bisweilen mit einander, und verändern ihre Lage so sehr, dass es oft recht schwer wird ihre Bedeutung zu erkennen. Augenscheinlich stellen die zahlreichen kleinen, auf der Dorsalseite unter der Nervenplatte liegenden Gefäße (Fig. 45 *C-E*) die vorderen und die hinteren Kardinalvenen vor, welche in kleinere Stämme zerfallen sind (vgl. den folgenden Keim).

Der Pharynx ist gut entwickelt, seine Höhle ist stellenweise erweitert und die Mundbucht, von ungeheurer Größe, steht in weiter Verbindung mit dem Pharynx. Die Wandung der Mundbucht bildet zwei Vorsprünge, von denen der rechte sehr lang ist, und welche mit ihren blinden Enden nach der Dorsalseite zu gerichtet sind. Rechts sind vier Kiemensäcke zu sehen, von welchen der hintere noch nicht nach außen geöffnet ist; die Wände der Kiemensäcke, besonders diejenige des vorderen, haben sich durch Wucherung ausgebreitet und eine unregelmäßige langgestreckte Gestalt erhalten. Links sind augenscheinlich nur zwei Säcke entwickelt, der dritte und der vierte, und der letztere besitzt noch keine Spalte. Die rechtsseitigen Kiemensäcke liegen seitlich, während die linksseitigen nach der unteren Oberfläche des Keimes verschoben sind. Die Anlagen der Schilddrüse, der Lungen und der Leber sind vorhanden (Fig. 45 *E*). Der Darm verengt sich jedoch allmählich nach hinten zu und endet blind ohne eine Allantois zu bilden. Die unregelmäßig gestalteten Höhlen, welche in dem hinteren Abschnitte des Embryo zu sehen sind, stellen Abschnitte des Cöloms vor.

Die hauptsächlichste Eigenthümlichkeit der in Rede stehenden Missbildung besteht demnach darin, dass die Nervenplatte eine ungeheure Ausdehnung erhalten hat, und die Anlagen der Sinnesorgane einer Seite (Linse und Gehörbläschen), wenn unsere Deutung dieser Organe richtig ist, gleichfalls durch Wucherung außerordentliche Dimensionen angenommen haben.

Ein anderer viertägiger Keim (Nr. 106) zeigte folgende Eigenthümlichkeiten: Die Area vasculosa enthielt nur an einer Stelle am Rande rothes Blut, während die übrigen Gefäße sowie der Keim selbst blutleer waren. In der That zeigte das Studium der Schnitte, dass die enorm geschwollenen Gefäße beinahe gar keine Blutkörper-

chen enthalten, und solche nur hier und da in den kleineren Gefäßen des Gefäßfeldes zu sehen sind. Der Keim (Taf. X, Fig. 13) ist anormal gebildet, aber seine Gewebe sind lebensfähig und haben ein normales Aussehen. Die seitlichen Amnionfalten sind vorhanden, die linke ist stärker entwickelt, und ihr Rand bildet eine typische aber recht vergrößerte Ektodermverdickung (Taf. XIII, Fig. 44 *A*). Die Kopffalte fehlt, während die Schwanzfalte nicht über den Keim heraufgebogen ist, sondern unter demselben liegt (Taf. XIV, Fig. 44 *D*). Augenscheinlich ist der Keim über diese Falte hinweggewachsen und hat sie mit seinem Schwanzabschnitte bedeckt.

Die Extremitäten sind vorhanden, allein nur diejenigen der rechten Seite sind gut entwickelt (Taf. XIII, Fig. 44 *C*). Was die Extremitäten der linken Seite betrifft, so ist die hintere nur schwach ausgebildet, während die vordere gar nicht zur Entwicklung gelangt ist. Der Keim liegt bereits nach der linken Seite hin umgewandt da. Der vordere Theil der Nervenanlage bildet komplicirte Falten und unregelmäßige Auswüchse und bleibt, wie aus Schnitten ersichtlich ist, offen (Taf. XIII, Fig. 44 *A* u. *B*). Vielleicht haben einige dieser Vorsprünge auch eine morphologische Bedeutung, doch ist es im Hinblick auf die verwickelte Lage und die große Anzahl der von den Wandungen der Nervenanlage gebildeten Falten unmöglich deren Wesen zu begreifen. Jedenfalls nimmt die Nervenplatte eine ungeheure Ausdehnung ein und bildet im vorderen Abschnitte des Keimes den größten Theil seiner dorsalen Oberfläche.

An ihrer inneren Fläche ist stellenweise eine faserige Schicht abgesondert. Im Bereich des Rumpfes bleibt die Nervenrinne ebenfalls offen (Fig. 44 *C*) und ist nur hinten röhrenförmig verschlossen (Fig. 44 *D*), wobei der Verschluss in etwas anormaler Weise vor sich geht, wie dies aus der Fig. 44 *E* erhellt. Die obere Wand des Nervenrohrs, welches ein T-förmiges Lumen besitzt, besteht Anfangs aus einer Reihe niedriger ektodermaler Zellen. Es ist ein rechtsseitiges, etwas vergrößertes und mit verdickten Wänden versehenes Gehörbläschen (Fig. 44 *B*) vorhanden, während das linke Bläschen fehlt und an seiner Stelle (etwas hinter dem rechten Bläschen) der hohle Fortsatz des Nervenrohrs liegt.

In seinem hintersten Abschnitte hat das Nervenrohr eine normale Gestalt. Im Rumpfabschnitt sind die Anlagen der Ganglien entwickelt. Die Chorda ist entwickelt, aber in dem Nackenabschnitte ist ihr vorderer Theil ganz abgetrennt und liegt etwas tiefer, als vollständig selbständiges Stück. Überhaupt verläuft die Chorda von

dem Nervenrohr entfernt und ist von diesem stellenweise sogar durch ein Gefäß geschieden (Fig. 44 *C*).

Die Mundspalte, der Schlund, die Kiemensäcke sind entwickelt; von den letzteren sind auf der linken Seite zwei, auf der rechten drei vorhanden, indem der hinterste linke Sack nicht zur Entwicklung gelangt ist. Eben so ist auch nur die Anlage der rechten Lunge gut entwickelt, während die linke Lunge kaum angedeutet ist. Eine Leberanlage ist vorhanden. Der Mitteldarm steht in offener Verbindung mit der Dotterblase; hinter dieser Stelle ist der Darm gar nicht entwickelt, so dass im hinteren Rumpfabschnitte nicht einmal eine Andeutung davon zu sehen ist. Natürlich fehlt auch die Allantois.

Das Blutgefäßsystem zeigt folgende Eigenthümlichkeiten: das Herz liegt etwa auf derselben Stelle, welche es bei 2tägigen normalen Keimen inne hat (Fig. 44 *C*). Die Aortenstämme sind außerordentlich erweitert, während die vorderen Kardinalvenen durch ziemlich zahlreiche, unmittelbar unter der Nervenplatte liegende Gefäße repräsentirt sind. Im hinteren Körperabschnitte sind die WOLFF'schen Gänge entwickelt, von denen der rechte sich sehr weit nach hinten erstreckt; eben so sind Anlagen der Nephridialkanälchen und der Geschlechtsdrüsen vorhanden. Das Mesoderm und die sekundäre Leibeshöhle sind auf der rechten Seite stärker entwickelt. Im hinteren Theil des Rumpfes sind einige unregelmäßig angeordnete Abschnitte der das Cölom repräsentirenden Höhlungen zu sehen.

Das Wuchern der Nervenanlage und der Anlagen der Sinnesorgane, die Erweiterung der Gefäße, die theilweise oder völlige Verlagerung des Herzens außerhalb des Keimes und die Entwicklung gewisser Organe nur auf einer Seite — alles dieses sind Merkmale, welche beide eben beschriebenen Missbildungen mit einander gemein haben.

Ein dritter Keim zeigte nach 6tägiger Bebrütung folgende Eigenthümlichkeiten. Die Blastodermscheibe hat $^2/_3$ der Dotteroberfläche umwachsen, aber ihr Rand ist außerordentlich unregelmäßig und mit enormen Vertiefungen und Vorsprüngen versehen. Von außen gesehen (Taf. X, Fig. 15) lässt der Keim den Kopf- und den Rumpfabschnitt erkennen. Der Kopfabschnitt ist von ovaler Gestalt und zeigt ein einziges Auge auf der rechten Seite. Von den Kopfverdickungen besteht die vordere, mit *Msd* bezeichnete, aus einer einfachen Anhäufung des Mesoderms, während die mit x bezeichnete unaufgeklärt geblieben ist. Der Rumpfabschnitt zeigt einen mittleren Theil, in welchem das Nervenrohr durchschimmert, und stark

entwickelte Seitentheile, welche enorme Erweiterungen der Blutgefäße erkennen lassen. Die Oberfläche dieser Seitentheile weist zwei große Vorsprünge auf (Taf. XIV, Fig. 46 *F*), unter welchen erweiterte Gefäße liegen, und welche in die Basis des vorderen Extremitätenpaares (*MA*) übergehen. Von den beiden Extremitäten ist die eine nach hinten, die andere nach vorn gerichtet. Das hintere Extremitätenpaar fehlt. Die Muskelplatten sind im mittleren Rumpftheil in Folge der Verbreiterung der Seitentheile der Quere nach außerordentlich ausgezogen und haben die Gestalt schmaler, langer querverlaufender Streifen (Taf. X, Fig. 15). Das Blut ist roth, die Gefäße der Area vasculosa schwach entwickelt. Im vorderen und hinteren Abschnitt sind fast alle Gewebe normal, in der Mitte dagegen hat die Degeneration bereits begonnen.

Das Studium von Querschnitten ergab Folgendes: Das vordere Ende des Keimes (Taf. XIV, Fig. 46 *A*) ist durch eine starke Erweiterung des Gefäßes eingenommen: rechts (Fig. 46 *B*) liegt die Anlage eines Auges, bestehend aus einer ektodermalen Blase (*Cr*) und einer kleinen primären, nicht ganz normal gestalteten Blase (*Vo*). Diese Anlage ist ganz getrennt vom Nervenrohr. Vom vorderen Theile der Chorda hat sich ein kleines Stück losgetrennt und liegt im vorderen Theile des Keimes (Fig. 46 *B*, *Ch*); das Gewebe der Chorda beginnt bereits zu degeneriren. Auf den folgenden Schnitten (Fig. 46 *C*) sehen wir außer den erweiterten Gefäßen (Dorsal- und Ventralgefäß) auch noch den Pharynx, dessen Wandung stellenweise bereits degenerirt ist und auf dem Rücken ein völlig isolirtes, ziemlich langes Bruchstück des Nervenrohrs (*MC*), welches in Folge der Hemmung des Wachsthums ein verhältnismäßig geringes Kaliber beibehalten hat und mit seinem hinteren Ende auf die rechte Seite verlagert ist (Fig. 46 *C*, *D*). Auf den folgenden Schnitten (*E*, *F*) sehen wir das auf der rechten Seite liegende Herz und auf der linken Seite den hinteren Abschnitt des Nervenrohrs; dieser Abschnitt hat einen bedeutend größeren Durchmesser als der vorhergehende Theil des Rohrs, und geht dann auf die Medianlinie der Dorsalseite über. Im Halsabschnitt, da wo das vordere Ende der Chorda beginnt, hat das Nervenrohr einen kleinen nach hinten gerichteten Fortsatz. Im Rumpfabschnitt (Fig. 46 *F*) sind die Gefäße ebenfalls stark erweitert und ihre Anordnung ist nicht normal. Im hinteren Ende weisen die Somiten noch deutliche Höhlungen auf, aber das Nervenrohr verläuft nicht bis zu dem hintersten Ende, wo die Fläche des Querschnittes nur von der Chorda und den Somiten eingenommen wird.

Die Gefäße enthalten eine verhältnismäßig bedeutende Anzahl von Blutkörperchen, welche sich im unteren Theile der Gefäße näher zur Ventralseite angesammelt haben, was dadurch zu erklären ist, dass das Herz nicht mehr pulsirte. Ein beträchtlicher Theil der Blutzellen weist stark aufgetriebene, von Zellsaft überfüllte blasenförmige Kerne auf (Taf. XVI, Fig. 69 *A* u. *B*); die Chromatinelemente dieser letzteren liegen ziemlich weit von einander entfernt.

Die Wirkung der Zuckerlösungen ruft demnach außer einer allgemeinen oder partiellen (im vorderen Abschnitte des Keimes) Verzögerung in der Entwicklung noch folgende Erscheinungen hervor:

1) Hemmung in der Entwicklung des Amnion und ungleichmäßiges Wachsthum des Randes der Blastodermscheibe.

2) Unregelmäßige Krümmung des Keimes und dessen abnorme Drehung.

3) Hemmung in der Entwicklung, oder schwächere Entwicklung der Organe einer Körperseite (Extremitäten, Sinnesorgane, Wolff'sche Gänge, Lungen).

4) Deformation der Nervenanlage; deren Nichtverschluss und außerordentlich starke Wucherung in der Querrichtung; bisweilen auch Theilung der Nervenanlage in unabhängig liegende Theilstücke.

5) Wucherung der Linse und der Gehörbläschen, sowie der Mundbucht.

6) Erweiterung der Gefäße und Zerfall der Venenstämme in kleinere Gefäße.

7) Verdrängung des Herzens in das extraembryonale Cölom.

8) Hemmung in der Entwicklung des hinteren Darmabschnittes und der Allantois.

9) Hemmung in der Entwicklung einzelner Organe (hintere Extremitäten, Sinnesorgane, Hirnblasen, Blutzellen etc.).

10) Verlagerung verschiedener Organe, z. B. des Nervenrohrs, der Chorda (bisweilen Abtrennung eines Theilstückes von dem vorderen Ende der letzteren) etc.

Außerdem treten noch andere Abweichungen von geringerer Wichtigkeit auf.

5. Jodkalium.

Die Einführung von 1 ccm 20%igen Jodkaliums in Eier, welche zweitägige Keime enthalten, wird von den letzteren die erste Zeit über augenscheinlich gut vertragen. Viertägige Keime waren in solchen Eiern

vollständig normal, am fünften Tage aber konnte man schon den Beginn von Degeneration bemerken. Die hierbei auftretenden Abweichungen betreffen den Stillstand und Veränderungen im Verschluss des Amnions. Betrachtet man den Keim (Nr. 266; $4^1/_2$ Tage) von außen, so bemerkt man auf der Rückenseite im Amnion eine runde Öffnung mit dunklen Rändern, welche hinter dem vorderen Extremitätenpaare, d. h. näher als gewöhnlich zum vorderen Ende des Embryos, liegt[1].

Die Untersuchung dieses Amnionbezirkes an der Hand von Schnitten ergab folgende Resultate: In der Nähe der Öffnung hat sich vorn ein mesodermales Mesenterium erhalten, welches das Amnion mit der Serosa verbindet (Taf. XIV, Fig. 47 *A*). Weiter hinten findet man eine breite sekundäre Mesodermnaht (Fig. 47 *B*). Näher zu der Öffnung verbindet diese Mesodermnaht das verdickte Ektoderm der Serosa mit dem eben so verdickten Ektoderm des Amnion (Fig. 47 *C*). Schnitte, welche im Gebiete der Öffnung selbst geführt wurden (Fig. 47 *D*), zeigen, dass ihre Ränder außerordentlich verdickt sind, und dass diese Verdickungen, wie beim normalen Embryo, augenscheinlich nur durch das Ektoderm gebildet werden.

Hinter der Öffnung (Fig. 47 *E*) findet sich wie vorn eine ähnliche mesodermale Naht. Von den Seiten und von hinten wachsen in die Mesodermmasse dieser Naht Auswüchse der Cölomhöhle ein, welche auf Schnitten bisweilen die Gestalt abgeschlossener Hohlräume annehmen (*F*).

Eine bemerkenswerthe Eigenthümlichkeit dieses Bezirkes besteht darin, dass sein Ektoderm ein energischeres Bestreben zu Wucherungen zeigt, wie das Mesoderm. Das Ektoderm der Serosa bildet hinter der Öffnung (Fig. 47 *E*, *F*) zahlreiche Längswülste, während das Ektoderm des Amnions sehr verdickt ist (Fig. 47 *D*) und stellenweise zottenartige Vorsprünge bildet (Fig. 47 *C*, *R.ect*). Es ist augenscheinlich, dass die Hemmung im Zusammenwachsen der Amnionfalten durch die Verzögerung im Wachsthum des Mesoderms hervorgerufen wurde. Diese Verzögerung wurde wie immer von Anschwellungen und Verdickungen der Ränder der Ektodermfalten begleitet.

Das Einführen eines gleichen Quantums derselben Koncentration

---

[1] Vgl. Hirota, l. c. 1899. Taf. XV, Fig. 4 und Taf. XVI, Fig. 41. Normalerweise verschließt sich diese Öffnung zwischen 75 und 85 Entwicklungsstunden. Bei der Verwachsung der Amnionränder bildet sich, nach Hirota's Beobachtungen, eine primäre Ektodermnaht (»sero-amniotic connection«), welche durch eine sekundäre Mesodermnaht ersetzt wird.

in noch unbebrütete Eier hat entweder einen Stillstand auf den ersten Stadien zur Folge, wobei kleine Blastodermscheiben, welche schon am vierten Tage der Degeneration verfallen, zur Bildung kommen, oder aber die Entwicklung schreitet weiter vor, aber dabei wird ein allgemeiner Entwicklungsstillstand beobachtet (so entspricht z. B. in der Mitte des vierten Tages der Keim einem 38—40stündigen), oder aber es treten abnorme Abweichungen auf.

So hatte in einem Ei (Nr. 130) der Keim nach dreitägiger Incubation nur 24 Somite, das Amnion bedeckte kaum den vorderen Theil des Kopfes und das Blastoderm hatte weniger als die Hälfte der Dotteroberfläche umwachsen.

Der Keim zeigt nicht die charakteristische Drehung nach der linken Seite und ist mit seiner Ventralseite dem Dotter zugewendet geblieben (Taf. X, Fig. 16), aber die vordere Hirnblase mit den primären Augenblasen liegt bedeutend höher als die mittlere Hirnblase.

Die Ähnlichkeit mit Keimen, welche sich in verdünntem Eiweiß entwickelt haben, zeigt sich auf Schnitten, und zwar weisen die Aorta, Aortabogen und die Venae cardinales anteriores eine bedeutende Erweiterung ihres Durchmessers auf. In den Gefäßen der Area vasculosa sind ziemlich viele Blutkörperchen enthalten, aber in den erweiterten Gefäßen des Keimes ist ihre Zahl nur gering. Auch das Lumen des Nervenrohrs ist in dessen vorderem und hinterem Abschnitt erweitert (Taf. X, Fig. 16). Die primäre Leibeshöhle ist ebenfalls erweitert, was auf einen Stillstand des Wachsthums beim Mesoderm hinweist.

Im vorderen Theil, zwischen den Aortenästen und dem Pharynx, befindet sich ein beträchtlicher dreieckiger Abschnitt der primären Leibeshöhle, welche ihre größte Entwicklung jedoch im Rumpftheil erreicht (Taf. XIV, Fig. 48), wo das Nervenrohr, die Urwirbel und die übrigen Organe alle durch beträchtliche Zwischenräume von einander getrennt sind.

Eine interessante Abweichung zeigte das Herz dieses Keimes. In seinem hinteren Theil waren seine beiden Hälften nicht vollständig mit einander verwachsen, und die Muscularis der beiden Hälften hatte die Gestalt zweier Rinnen. Das Endocardium beider Hälften aber hat in dieser Gegend auf Schnitten die Gestalt zweier geschlossener Blasen. In dem anderen (Nr. 131) Falle, nach dreitägiger Bebrütung, hat sich eine kleine Blastodermscheibe ($^1/_5$ der Dotteroberfläche) mit unebenen Rändern entwickelt; der Keim lag asymmetrisch, näher einem der Ränder zu. Die Area vasculosa war

entwickelt, enthielt aber nur sehr wenig Blut. Der Keim hat die Gestalt einer ovalen, ziemlich breiten Platte (*MC*), welche inmitten der unregelmäßige Umrisse zeigenden Area pellucida liegt (Taf. XI, Fig. 18). Hinter dem Keim sieht man einen halbmondförmigen Bezirk, welcher des Mesoderms entbehrt (Fig. 18 *z*).

Im hinteren Abschnitt des Keimes bemerkt man die breite Primitivfurche (*pp*), in seinem vorderen Theil den Pharynx (*Ph*). Vor dem Keim liegt eine Verdickung des Mesoderms, welche im Inneren eine Höhle enthält (*Msd*); die Bedeutung dieser Verdickung ist mir unklar geblieben (Taf. XIV, Fig. 50 *E*, *Cms*).

Schnitte durch die Primitivfurche (Taf. XV, Fig. 50 *A*) zeigen, dass man in derselben ein inneres, dem Darmfaserblatt seinen Ursprung gebendes (*IF*), und ein äußeres (*AF*), dem Hautfaserblatt seinen Ursprung gebendes Feld (vgl. Taf. XII, Fig. 36 *F*) unterscheiden kann.

Das extraembryonale Cölom ist gut entwickelt; eben so bemerkt man auch zwischen dem Haut- und dem Darmfaserblatt im Gebiet der Primitivfurche eine kleine spaltförmige Höhle (Fig. 50 *A*, *PPJ*).

Schnitte, welche weiter vorn geführt wurden (Fig. 50 *B* und *C*), zeigen, dass die ganze ovale, den Rücken des Keimes bildende Platte, die Nervenanlage vorstellt, welche auf der Oberfläche geblieben ist und keine Rinne, sondern nur eine schwache Vertiefung gebildet hat. Die Chorda scheint zu fehlen. Ich sage sie scheint zu fehlen, da der mittlere Theil des Keimes schon zu degeneriren begonnen hat und, obgleich die Organe noch zu unterscheiden sind, die Gewebe doch bereits ein anormales Aussehen haben. Die Somiten sind in dem mittleren Theile des Embryos zu sehen; sie sind klein, rund und in der Medianlinie genähert (Fig. 50 *B*, *Pv*), allein es war in Folge der Degeneration dieses Theiles unmöglich ihre Zahl festzustellen. Jedenfalls wird diese Zahl kaum eine bedeutende sein. Vorn ist der Pharynx angelegt, und zwar ist er in seinem hinteren Abschnitt etwas asymmetrisch (Fig. 50 *C*).

Dieser Keim repräsentirt demnach so zu sagen ein Anfangsstadium der weiter oben beschriebenen Missbildungen Nr. 106 und 107 (Saccharum uvicum).

Bei der Einführung von Jodkalium werden demnach außer der Verzögerung in der Entwicklung und der Degeneration noch folgende Erscheinungen beobachtet:

1) Hemmung im Verwachsen der Amnionränder.

2) Unregelmäßiges Wachsthum der Blastodermscheibe.

3) Verzögerung in der Drehung und Krümmung des Keimes.

4) Stillstand in der Entwicklung des hinteren Theiles des Keimes (Erhaltung des Blastoporus) und in der Entwicklung des Mesoderms überhaupt, was zu einer starken Entwicklung der primären Leibeshöhle führt.

5) Eine Nervenanlage in Form eines Plättchens.

6) Erweiterung der Gefäße und des Lumens des Nervenrohres.

7) Verzögerung im Verwachsen beider Hälften des Herzens.

Die Wirkung des Jodkaliums kann demnach hauptsächlich auf eine Verzögerung oder den Stillstand in der Entwicklung gewisser Theile des Keimes zurückgeführt werden.

Auf die verhältnismäßig geringe Wirkung der Kalisalze, welche wahrscheinlich auf der geringen Permeabilität des Protoplasmas für Kaliverbindungen beruht, ist schon von GURWITSCH (1896, p. 221) hingewiesen worden.

6. Bromnatrium.

Die Einführung von 1 ccm 10%, 5% und 2,5%iger Lösung von Bromnatrium hatte in den meisten Fällen, wenn auch nicht immer, die Degeneration des Keimes zur Folge.

Bei Einführung 10%iger Lösung in unbebrütete Eier wurde nach 2 Tagen eine Blastodermscheibe mit unebenen Rändern und völlig degenerirten Geweben beobachtet. 2,5%ige Lösung hatte in einem Falle gar keine Wirkung auf die Entwicklung, und es ergab sich ein normaler viertägiger Keim; in einem anderen Fall hatte die Blastodermscheibe nach 4 Tagen die Gestalt eines bandförmigen Gürtels, welcher auf der Grenze des ersten und zweiten Drittels der Dotteroberfläche gelegen war. Der innere Rand des Bandes war uneben und zeigte Spuren von Zerreißung. Der Ring selbst bestand aus den drei normalen Blättern, deren Elemente fast normal beschaffen waren. Die Kerne zeigten übrigens eine beginnende Degeneration: dieselben waren angeschwollen und färbten sich intensiver als normale Kerne. Der Keim selbst war der Degeneration verfallen.

In Eier, welche einer zweitägigen Incubation unterworfen worden waren, wurde 5%ige Lösung eingespritzt, und dieselben darauf am Ende des zweiten Tages untersucht.

Die Keime zeigen oft, von außen gesehen, eine sackförmige Gestalt, und ihre inneren Organe degeneriren. Bisweilen erscheint der Keim in Gestalt eines über das Ektoderm vorragenden Wulstes, welcher eine homogene Masse mit degenerirenden Kernen vorstellt.

Bisweilen aber (Nr. 210) geht die Entwicklung des Keimes auch nach der Einspritzung noch weiter vor sich, aber dabei (Taf. X, Fig. 17) ist eine anormale Krümmung des Keimes zu bemerken, welcher die Gestalt eines umgekehrten Fragezeichens erhält (?). Eine anormale Krümmung zeigen das Gehirn, das Nervenrohr und die linke vordere Extremität.

Das Amnion ist entweder gar nicht vorhanden, oder es zeigt, wie dies bei dem soeben beschriebenen Keim der Fall war, einen Entwicklungsstillstand. Bei diesem Keim sind die Amnionfalten hinter der Gehörblase unverwachsen geblieben, und man kann bemerken (Taf. XV, Fig. 51), dass das Ektoderm am inneren Rand der Falte sekundäre Falten gebildet hat, was sich aus dem ungleichmäßigen Wachsthum beider Schichten der Amnionfalte erklären lässt. Bei der Zahlvergrößerung der Randfalten sind diese letzteren in eine massive Ektodermanschwellung, welche man gewöhnlich am Rande der Amnionfalten bemerken kann, übergegangen. Die Area pellucida entwickelt sich nach Injektion von Bromnatrium häufig asymmetrisch, wobei der Keim näher zu einer ihrer Seiten liegt; bisweilen zeigt die Area eine Zerreißung an der anderen Seite (Taf. X, Fig. 17).

Die Blastodermscheibe zeigt die normalen drei Blätter mit wohlentwickelten Gefäßen und ist bisweilen in ganz normaler Weise ausgebildet, bisweilen aber sind die dem Keim zunächst liegenden Gefäße stark erweitert. Bisweilen bilden das Ektoderm und Entoderm der Scheibe an ihrer Oberfläche die uns bereits bekannten Wülste. Der Rand der Scheibe ist bisweilen entweder nach oben umgewendet, oder nach unten umgeschlagen. Da höchst wahrscheinlich die Krümmung des Keimes auch auf ungleichmäßiger Störung im Wachsthum der einzelnen Theile beruht, so können wir allgemein annehmen, dass bei Injektionen von Bromnatrium dieses Salz entweder eine Degeneration hervorruft, wobei der Keim früher degenerirt als die Blastodermscheibe, oder aber, dass es auf die verschiedenen Theile des Keimes einwirkt, indem es ihr Wachsthum in verschiedenem Grade aufhält. In der Blastodermscheibe und ihren Derivaten (in den Amnionfalten) wird zu allererst das Wachsthum des Mesoderms aufgehalten, während das Ektoderm und das Entoderm noch im Wachsthum fortfahren. Auch die Bildung einer Öffnung in der Area pellucida und die darauf folgende Bildung einer gürtelförmigen Scheibe kann dadurch erklärt werden, dass die peripheren Theile der Scheibe rascher wachsen als die centralen Theile.

7. Bromlithium und Chlorlithium.

Die Einführung von 1 ccm 12%, 6% und 3%iger Lösung dieser Salze in unbebrütete Eier verursachte Stillstand in der Entwicklung und Degeneration. Gewöhnlich fand ich nach 2 Tagen eine kleine Blastodermscheibe, während der Keim selbst nicht zu erkennen und wahrscheinlich schon in den ersten Stadien der Degeneration verfallen war. Die Blastodermscheibe erwies sich auf Schnitten bald aus drei, bald aus zwei Schichten bestehend. Augenscheinlich wurden im Anfange alle drei Schichten angelegt, und bisweilen auch die Gefäße, aber in der Folge beginnen die Elemente der Scheibe zu degeneriren und die Zellen aller drei Schichten fangen an sich in eine homogene Masse mit gleichgebildeten Kernen zu verwandeln.

Die erhaltenen Blastodermscheiben zeigten gleichsam einen Stillstand auf irgend einem Stadium der Degeneration: In einem Fall konnte man noch die drei embryonalen Blätter unterscheiden; in einem anderen Falle waren die Kerne des Mesoderms von denjenigen des Entoderms nicht zu unterscheiden, und unter dem aus flachen Zellen bestehenden Ektoderm lag ein ziemlich starkes, und nach den Rändern zu verdicktes Syncytium mit Kernen und zahlreichen Dotterkörnchen in seinen tieferen Schichten.

In einem dritten Fall waren die Zellen des flachen Ektoderms nur stellenweise zu erkennen, so dass fast alle Kerne der Scheibe ein gleichartiges Aussehen haben. Karyokinetische Figuren wurden hierbei niemals beobachtet, und die Kerntheilung erfolgt, wie an einigen Kernen beobachtet werden konnte, amitotisch. Die ziemlich hoch differenzirte Blastodermscheibe kann sich demnach augenscheinlich in eine vollkommen gleichartige kernreiche Platte verwandeln. An einer dieser degenerirenden Blastodermscheiben (Nr. 65) wurden unter dem dicken Syncytium geschlossene, aus einer Schicht flacher Zellen gebildete Blasen beobachtet (Taf. XV, Fig. 52).

Die Injektion von Lithiumsalz in Eier, welche zweitägige Keime enthielten, ruft bereits nach 2 Tagen die Degeneration des Keimes, stärkere Lösungen dagegen auch die Degeneration der Scheibenelemente hervor. In einem Fall bildete sich nach Einführung von 1 ccm 3%iger Lösung von Bromlithium in ein Ei mit zweitägigem Keim ein abnormer, ebenfalls zum Theil bereits der Degeneration verfallender Keim. Die Blastodermscheibe bedeckte $1/3$ der Dotteroberfläche; die Gefäße der Area vasculosa enthielten nur stellenweise Blut, und der Keim war fast blutleer. Die Umrisse des Keimes

waren unregelmäßig, doch ließ die äußere Form nicht auf das Wesen der eingetretenen Anomalien schließen.

Die Untersuchung an Schnitten ergab, dass der Keim in der Entwicklung nicht weiter vorgeschritten war, als ein normaler zweitägiger Keim: das Nervenrohr, die Augenblasen, die Linsen, die Hörbläschen, der Pharynx und das Herz waren gut entwickelt. Ein beträchtlicher Theil des Mesoderms und der untere Theil des Nervenrohrs waren bereits der Degeneration verfallen, besonders im vorderen Abschnitt des Keimes. Eine bemerkenswerthe Anomalie zeigten die embryonalen Hüllen. In seinem vorderen Theil war der Keim durch die in normaler Weise gebildete vordere Amnionfalte bedeckt. Im mittleren Theil bildete das Ektoderm der beiden mit einander verwachsenen seitlichen Amnionfalten an der Amnionnaht eine massive zellige Anschwellung, welche gleichzeitig in der Mittellinie an das Entoderm der dorsalen Keimoberfläche angewachsen war (Taf. XV, Fig. 53 *A* und *B*). In Folge dessen erweist sich die Amnionhöhle an dieser Stelle als in zwei Theile, einen rechten und einen linken, getheilt, während die Amnionnaht sich an einzelnen Stellen wulstförmig über die Oberfläche der serösen Hülle erhebt.

Die allermerkwürdigste Eigenthümlichkeit zeigt jedoch der hintere Abschnitt des Keimes. Die verdickten Seitentheile des Mesoderms sind zusammen mit der rechten und linken Cölomhöhle nach der dorsalen Fläche des Keimes heraufgebogen, und die Ektodermzellen der Amnionnaht sind längs der dorsalen Mittellinie in das Innere des Keimes hereingewachsen (Fig. 53 *C* und *D*)[1]. In Folge dieses Processes, welcher wahrscheinlich durch das Verwachsen der Amnionnaht mit der dorsalen Oberfläche des Keimes hervorgerufen wird, resultirt eine eigenartige Anordnung der Organe auf Querschnitten. Über dem Entoderm liegt die Chorda mit einer geringen Menge sie umringender Mesodermzellen; zu den Seiten der Chorda liegen zwei außerordentlich erweiterte Aortenstämme. Über der Chorda befindet sich das oft schon der Degeneration verfallene Nervenrohr, zu dessen Seiten Anhäufungen des Mesoderms, in welchem man bisweilen, in nächster Nähe des Nervenrohres, die Überreste der Somitenhöhlen erkennen kann. Im seitlichen Theile dieser Mesodermanhäufung sind zu beiden Seiten des Schnittes ganz deutlich die Kardinalvenen und die Wolff'schen Gänge zu erkennen. Außer-

[1] Übrigens sind im Gebiete des ersten Schnittes (*C*) die rechte und die linke Amnionfalte, wenn auch auf eine kurze Ausdehnung, unabhängig von einander mit dem Rückenentoderm des Keimes verwachsen.

halb dieser Anhäufungen liegt jederseits eine stark erweiterte Cölomhöhle. Das über dem Nervenrohr liegende Mesoderm ist locker geworden, und es hat sich eine kleine Höhle darin gebildet, über deren Rand die ektodermale, durch Verwachsung der wuchernden Ektodermzellen mit der Amnionnaht gebildete Platte liegt; oberhalb dieser Platte befindet sich das nach der Rückenseite umgebogene Mesoderm der Seitenplatten. Die Cölomhöhlen der rechten und linken Seite sind einander ebenfalls auf der Rückenseite genähert und nehmen annähernd dieselbe Lage ein, welche auf Schnitten durch den vorderen Körperabschnitt von den Amnionhöhlen eingenommen wurden. Indem das Ektoderm der Amnionnaht in den Körper des auf diese Weise gebildeten Keimes eingewachsen ist, nimmt es eine eigenartige Anordnung an. Die peripheren Zellen der eingewachsenen Masse bilden eine mehr oder weniger regelmäßige Reihe und sind epithelartig angeordnet; die centralen Zellen unterscheiden sich ihrer Form nach nicht von Zellen des embryonalen Bindegewebes; es sind dies unregelmäßig gestaltete spindelförmige oder sternförmige Zellen, welche oft lose neben einander liegen und Zwischenräume aufweisen.

An der Bildung des Einwuchses nehmen, wie wir annehmen müssen, auch Zellen des Keimektoderms Theil, mit welchen die Zellen der Amnionnaht verwachsen, doch ist es unmöglich die einen Zellen von den anderen zu unterscheiden. Sogar an solchen Stellen, wo die Verbindung zwischen der Amnionnaht und den Ektodermzellen des Keimes auf ein einfaches Zusammenwachsen beschränkt ist (Fig. 53 *B*), sind die Zellen der Naht nicht von denjenigen des Ektoderms zu unterscheiden.

Auf Schnitten, welche hinter dem Keim geführt sind, bemerkt man, dass sich die ektodermale Amnionnaht eine gewisse Strecke weit hinter dem Keim fortsetzt und dass unterhalb der Naht ein starkes Gefäß verläuft (Fig. 53 *E*). Die Naht hat das Aussehen eines massiven Wulstes, dessen Inneres von lockerem, aus unregelmäßig geformten Zellen bestehendem Gewebe erfüllt ist.

Die Blastodermscheibe dieses Keimes zeigte eine besondere Eigenthümlichkeit (Taf. XV, Fig. 54). Ihre Randwülste bestanden in verdicktem Entoderm, in dessen oberer Schicht die Zellgrenzen deutlich zu erkennen waren, während die unteren Schichten durch ein von Dotterkörnchen erfülltes Syncytium repräsentirt waren. Noch tiefer als diese Schicht finden wir stellenweise noch eine Schicht flacher Zellen, welche hier und da kleine Verdickungen bilden. Die Kerne

dieser Schicht haben kein vollkommen lebendiges Aussehen, und sind augenscheinlich im Absterben begriffen.

8. Nikotin.

Bei der Einführung von Nikotin in ein Ei verdünnte ich diese Substanz gewöhnlich zuvor mit frischem Eiweiß und injicirte sodann eine gewisse Quantität (gewöhnlich 1 ccm) in das Versuchsei. Auf diese Weise wurden je $^1/_2$ und $^1/_3$ Tropfen Nikotin in das Ei eingeführt.

Bei der Einführung von Nikotin wurde eine Neigung zu einer Verlangsamung in der Entwicklung (eine beschleunigende Wirkung, wie sie FÉRÉ[1] dem Nikotin zuschreibt, habe ich nicht beobachtet) und sogar zur Degeneration bemerkt.

So übertraf in einem Fall, bei Einführung von $^1/_2$ Tropfen Nikotin, der Keim nach dreitägiger Bebrütung nicht einen 52tägigen, in einem anderen Fall nicht einen 46stündigen normalen Keim, doch war in letzterem Fall die Krümmung des Keimes etwas weiter vorgeschritten, als dies bei einem 46stündigen Hühnerkeim der Fall zu sein pflegt. Die erzielten Keime waren normal, aber ihre Gefäße arm an Blut. Beim Eintauchen in Alkohol nahm der Inhalt der Gefäße eine braune Farbe an, was darauf hinweist, dass das Nikotin in der That in die Gefäße eingedrungen war.

Analoge Fälle wurden auch bei Einführung von $^1/_3$ Tropfen Nikotin beobachtet. Nach $3^1/_2$ Tagen erreichte ein Keim (Nr. 169) nur die Gestalt eines zweitägigen normalen Keimes. Bisweilen war nach Einführung von $^1/_3$ Tropfen eine Hemmung in der Entwicklung nicht zu bemerken (Nr. 168). Dabei wurde in einem Fall (Nr. 169) die völlige Abwesenheit von Amnionfalten, ferner eine asymmetrische Lage der Area pellucida auf der Scheibe, und wellige Unebenheiten des Randes dieser letzteren beobachtet. In einem anderen Falle (Nr. 168) wurde eine regelwidrige Krümmung des Keimes konstatirt, und zwar ist der hintere Theil des Keimes mit einem Ende nach links und nicht nach rechts gewendet; eben so war auch die Allantois nach der linken Seite hin gekehrt.

In einigen Fällen war die Wachsthumshemmung mit Degeneration verbunden. So hatte in einem Fall der Keim (Nr. 175, $^1/_2$ Tropfen Nikotin) nach 3 Tagen die Gestalt eines 26—29stündigen, in einem anderen Fall (Nr. 152, $^1/_3$ Tropfen Nikotin), nach 4 Tagen

[1] FÉRÉ, De l'influence de la nicotine injectée dans l'albumine sur l'incubation d'oeuf de Poule. Compt. Rend. Soc. Biol. Sér. 10. II. 1895. p. 11—13.

diejenige eines zweitägigen, in einem dritten Fall endlich (Nr. 153, $^{1}/_{3}$ Tropfen Nikotin) ebenfalls nach 4 Tagen diejenige eines zweitägigen normalen Keimes erreicht. Die Gewebe waren bei allen diesen drei Keimen bereits der Degeneration verfallen. Es war eine schwache Entwicklung der Area vasculosa zu bemerken (Nr. 175), wobei letztere von kleinen Dimensionen war und nur wenige Blutinselchen enthielt; ferner ein zickzackförmig ausgeschnittener Blastodermscheibenrand; die primäre Leibeshöhle war in Folge der Hemmung im Wachsthum des Mesoderms vergrößert; das Amnion auf einem sehr frühen Stadium, in Gestalt schwach ausgedrückter Seitenfalten. Am frühesten verfällt der Degeneration das Mesoderm und das Nervenrohr des Keimes, am längsten widerstehen derselben das embryonale Ektoderm und die Gewebe der Blastodermscheibe, welche bisweilen ganz normal bleiben. Bei der Degeneration konnten in den Zellkernen bisweilen die Bildung lichtbrechender, sich intensiv färbender Chromatinkügelchen und deren Austritt in das Protoplasma der Zellen beobachtet werden.

Sowohl bei Einführung eines halben Tropfens, als auch bei derjenigen eines drittel Tropfen wurde eine Hemmung des Wachsthums auf dem Stadium einer kleinen Blastodermscheibe beobachtet. In einem Falle (Nr. 167) hatte sich nach $3^{1}/_{2}$tägiger Incubation ($^{1}/_{3}$ Tropfen) eine Blastodermscheibe gebildet, in welcher man alle drei Schichten unterscheiden konnte, während der Keim wahrscheinlich der Degeneration verfallen war. In einem anderen Fall jedoch (Nr. 13) hatte sich nach dreitägiger Incubation ($^{1}/_{2}$ Tropfen) eine kleine Blastodermscheibe gebildet, welche ganz aus einer Masse bestand; in dieser letzteren konnte man nur näher zur Oberfläche die Zellgrenzen mit Deutlichkeit erkennen, während die tieferliegenden Theile der Scheibe ein von Dotterkörnchen angefülltes Syncytium bildeten. Die Kerne sind blasenförmig und enthalten 1—3 Chromatinanhäufungen. Es wurden spärliche karyokinetische Figuren beobachtet, welche jedoch eine Eigenthümlichkeit aufwiesen, indem nämlich ihre Chromosomen die Gestalt von Kügelchen mit hellerem Inhalt zeigten. Im Übrigen wiesen alle diese Erscheinungen auf einen in den Zellen stattfindenden Degenerationsprocess hin (Taf. XVI, Fig. 63).

Eben so konnte eine die Entwicklung verzögernde Einwirkung des Nikotins, bei Einführung von $^{1}/_{2}$ Tropfen in Eier am Ende des zweiten Tages der Bebrütung, konstatirt werden. In einem solchen Ei (Nr. 246) hatte die Blastodermscheibe nach viertägiger Bebrütung (vom Anfang an gerechnet) die Hälfte des Dotters umwachsen, aber ihr Rand war zickzackförmig ausgeschnitten. Am äußersten Rand der

Scheibe liegt in einem der Vorsprünge eine kleine Area vasculosa mit wenig zahlreichen Blutinselchen. Inmitten der kleinen Area pellucida liegt der Keim, dessen vorderes Ende die Krümmung und den Entwicklungsgrad eines 46stündigen Keimes aufweist, während der hintere Theil in der Entwicklung weiter fortgeschritten ist, indem hier die hinteren Extremitäten angelegt sind.

Das Amnion ist entwickelt, und nur in seinem hinteren Theile ungeschlossen; seine Falten erstrecken sich noch ziemlich weit hinter den Keim, was durch eine Wachsthumshemmung bei letzterem erklärt werden kann. Die Gewebe des Keimes sind bereits in Degeneration begriffen. Die Verzögerung in der Entwicklung ist in diesem Fall eine ungleichmäßige für die verschiedenen Theile des Keimkörpers.

Ein dreitägiger Keim (Nr. 14), in dessen Ei beim Beginn der Bebrütung $^1/_2$ Tropfen Nikotin eingeführt worden war, zeigte bemerkenswerthe Abnormitäten: Ein Amnion fehlt. Der Keim ist entwickelt, aber sein vorderes Ende war anormal (Taf. XI, Fig. 19), indem die Nervenrinne vorn unverschlossen und erweitert ist. Das Studium an der Hand von Schnitten zeigte, dass die Nervenrinne im vorderen Theil (Taf. XV, Fig. 55 *A*) die Gestalt einer breiten Platte besitzt, deren mittlere Partie in das Innere des Keimes rinnenförmig versenkt ist. Diese Partie ist nach hinten verlängert (Fig. 55 *C*), wo sie verschlossen ist und die Gestalt einer in dorsoventraler Richtung ausgezogenen Röhre hat; dabei liegt der untere Rand der Röhre der Mundvertiefung ziemlich dicht an (*FB*)[1].

Auf den folgenden Schnitten verschwindet das Nervenrohr, während die Platte sich noch weiter erstreckt (Fig. 55 *C*) und zuerst in eine offene Rinne, sodann in das gewöhnliche Nervenrohr (Fig. 55 *D*, *E*) übergeht. Im hinteren Abschnitt des Keimes weist dieses Nervenrohr stellenweise eine Theilung seines Lumens in zwei und sogar in vier Theile auf. Von Sinnesorganen ist nur die Anlage des rechten Hörbläschens (Fig. 55 *C*) vorhanden. Ferner sehen wir eine Mundvertiefung, einen unregelmäßig geformten Pharynx (Fig. 55 *C*) und Kiemensäcke. Der mittlere und hintere Abschnitt des Darmes sind nicht ausgebildet; die Chorda ist normal. Das Mesoderm des Kopfes ist von zahlreichen, außerordentlich erweiterten Gefäßen erfüllt, welche eine nur sehr geringe Anzahl von Blutkörperchen enthalten (Fig. 55 *A*, *B*, *C*). Im Rumpfabschnitt weisen die Gefäße keinerlei Erwei-

[1] Vgl. Duval, Atlas d'Embryologie. Paris 1889. Tab. XIX, Fig. 309.

terungen auf, dagegen findet sich zwischen dem Mesoderm, dessen Anordnung nur wenig von der Norm abweicht, und den benachbarten Theilen des Keimes eine beträchtliche primäre Höhle, was auf einen Stillstand im Wachsthum des Mesoderms hinweist. Die Anlagen des Herzens und der WOLFF'schen Gänge sind vorhanden, wobei letztere, ähnlich wie das Nervenrohr, stellenweise eine Theilung ihres Lumens oder dessen gänzliches Verschwinden aufweisen. Beide Erscheinungen, die Theilung sowohl wie das Verschwinden des Lumens werden durch ein und denselben Process hervorgerufen und zwar durch ein Eindringen der die Wandung des Organs bildenden Zellen in dessen Lumen. Im hinteren Abschnitt ist noch die Primitivrinne zu erkennen.

Eine eigenartige Abweichung zeigt ein großer Theil des Ektoderms des Keimes (mit Ausnahme des Ektoderms der Kopfregion), indem seine Zellen aus einander geschoben, durch zahlreiche intercellulare Räume getrennt und unregelmäßig angeordnet sind. Auf der äußeren Oberfläche des Ektoderms liegt eine dünne Deckschicht mit flachen Kernen (Fig. 55 *E*). An den Rändern der Blastodermscheibe, wo deren Ektoderm einschichtig ist, sind die Kerne des letzteren ebenfalls abgeflacht, wenn auch in geringerem Grade. Sowohl die Kerne der flachen Schicht, als auch die flachen Zellen des Ektoderms der Blastodermscheibe färben sich homogen, die Kerne der Deckschicht dabei sehr intensiv, und machen überhaupt den Eindruck absterbender oder selbst abgestorbener Kerne. Die Ränder der Keimscheibe sind nach oben umgebogen.

Bei der Einführung von $^1/_3$ Tropfen Nikotin wurden folgende Abweichungen beobachtet. In einem Falle (Nr. 165) hatte das Blastoderm mehr als die Hälfte des Dotters umwachsen; die Area vasculosa enthielt wenig Blut. Der Keim war zwergartig und nahm fast die ganze Area pellucida ein (Taf. XI, Fig. 20). Das Amnion ist nur im vorderen Abschnitte entwickelt, und zwar befindet sich vor dem Keime ein zuerst geschlossener und weiterhin offener (Taf. XV, Fig. 56 *A*) hauptsächlich durch die vordere Amnionfalte gebildeter Amnionsack. Das Ektoderm ist an den Rändern der Amnionöffnung verdickt. Da wo der Kopf beginnt, befindet sich nur eine kleine Amnionfalte auf der rechten Seite. Das Herz liegt in Gestalt eines umfangreichen Sackes vor dem Keim, und sein hinterer Theil schiebt sich bis unter den vorderen Abschnitt des rechten Fortsatzes des Nervenrohrs. Bemerkenswerth ist eine Falte des Rückenektoderms, welche ungefähr in der Mittellinie schief nach vorn in das Herz einwächst, so dass

wir auf Schnitten im Inneren des Herzens einen Hohlraum (Fig. 56 *B*) bemerken, welcher von dieser Falte gebildet wird. Der äußeren Oberfläche der Falte liegt die endocardiale Schicht an. Weiter nach hinten zu theilt eine ähnliche, sich aber auf eine größere Entfernung hin erstreckende Falte den Kopf von oben her in zwei Hälften, eine rechte und eine linke, wobei auf eine jede der beiden Hälften ein Fortsatz des Nervenrohrs kommt (Fig. 56 *C*). Wahrscheinlich haben wir es hier mit den durch Wucherung stark verlängerten Augenblasen zu thun. Die Gehörblasen sind entwickelt, doch unterliegt die rechte bereits der Degeneration, eben so wie auch der darauf folgende Theil des Nervenrohrs. Man kann jedoch erkennen, dass das Nervenrohr hinter den Gehörblasen unverschlossen geblieben ist und unmittelbar hinter denselben jederseits je eine Vertiefung gebildet hat (Fig. 56 *D*), während ihre Wandung unregelmäßige Krümmungen aufweist.

Weiter nach hinten zu verläuft die Nervenanlage zuerst in Gestalt eines Plättchens, sodann als unregelmäßig gestaltete Furche und schließlich als geschlossene Röhre. Der Pharynx ist trichterförmig und von unten offen in seinem vorderen (*C*), in seinem hinteren Verlauf (*D*) dagegen verschlossen. Im vorderen Abschnitte des Pharynx sind seine beiden Hälften, die rechte und die linke, durch einen dünnen mittleren Entodermbezirk getrennt, welcher sich, wahrscheinlich unter dem Drucke der obenerwähnten medianen Falte (Fig. 56 *C*), nach dem Dotter zu vorgestülpt hat. Die Somiten und das Cölom sind asymmetrisch entwickelt, und zwar auf der linken Seite stärker als auf der rechten. Im hinteren Rumpfabschnitte ist die primäre Leibeshöhle stark entwickelt. Die Gefäße sind unregelmäßig angeordnet und auch die Umrisse der Chorda sind nicht regelmäßig gebildet.

In einem anderen Falle (Nr. 170) hatte das Blastoderm die obere Hälfte des Dotters umwachsen, die Area vasculosa war sehr groß, mit spärlichen Blutinselchen, die Area pellucida ebenfalls groß. Der Keim (Taf. XI, Fig. 21) ist von ganz unregelmäßiger Gestalt. Die Nervenanlage tritt in Gestalt einer unregelmäßig geformten Nervenplatte (MC_1) und eines noch ganz von letzterer getrennten, kleinen, konischen Nervenrohrs (MC_2) auf. Die rechte Seite ist von einem ungeheuren, unregelmäßig geformten Herzen eingenommen. Auf Schnitten kann man unter der Platte auf einige Entfernung hin die Chorda erkennen; das Entoderm, das Mesoderm, so wie ein Theil des Nervenrohrs war bereits der Degeneration verfallen.

Die durch Nikotin hervorgerufenen Abweichungen lassen sich

demnach, abgesehen von der Verzögerung in der Entwicklung und der Degeneration folgendermaßen zusammenfassen:

1) Entwicklungshemmung oder schwache Entwicklung des Amnions.

2) Anormale Krümmung des hinteren Endes und abnorme Lage der Allantois.

3) Theilung des Kopfes in eine rechte und eine linke Hälfte durch eine Falte des Rückenektoderms.

4) Wucherung und Nichtverschließung einzelner Theile des Nervenrohrs und dessen Deformirung, was in geringerem Grade durch die Trennung seines Lumens, in stärkerem Maße durch die Lostrennung einzelner Theile des Nervenrohres von einander ausgedrückt wird.

5) Hemmung in der Entwicklung der Linse, der einen Gehörblase, der Augenblasen.

6) Bildung einer Deckschicht auf dem Ektoderm und verstärkte Entwicklung der intercellularen Hohlräume in dieser Schicht.

7) Erweiterung und Verlagerung der Gefäße, Verlagerung des Herzens vor den Keim und Durchbohrung des Herzens durch eine Falte des Rückenektoderms.

8) Asymmetrische Anordnung des Mesoderms, des Cöloms, zum Theil der Chorda, des Pharynx etc.

9) Theilung und Verschwinden des Lumens der Wolff'schen Gänge.

10) Erweiterung der primären Höhle im hinteren Theile des Keimes in Folge Wachsthumsstillstandes des Mesoderms.

9. Chloralhydrat, Rhodankalium, Manganum sulfuricum, Cocaïn.

Die wenigen Injektionen, welche ich mit Chloralhydrat ausgeführt habe, zeigten, dass diese Substanz im Allgemeinen eine verlangsamende Wirkung auf die Entwicklung ausübt. So entsprach ein Keim, bei der Injektion von 1 ccm 0,5%iger Lösung nach dreitägiger Incubation seiner Entwicklung nach einem 52stündigen normalen Keim, ein anderer einem 33stündigen; ihre Gewebe wiesen stellenweise schon Spuren einer, wenn auch nur schwach ausgesprochenen, Degeneration auf. Außerdem wurden noch einige Abweichungen konstatirt: In einem Falle hatte die primäre Leibeshöhle im hinteren Abschnitte des Keimes größere Dimensionen als bei einem normalen Keim; in einem anderen Falle (Nr. 101) waren die Missbildungen noch wesentlicher, allein die Gewebe des Keimes hatten schon bedeutend degenerirt. Trotzdem konnte man bemerken, dass die im vorderen Theil geschlos-

sene Amnionhöhle hinten offen geblieben war, und dass die inneren Ränder der Amnionfalten die charakteristische, auf einen Stillstand in der Wucherung der Falten hinweisende Verdickung des Ektoderms zeigten. Das Nervenrohr war in seinem hinteren Theile verschlossen, vorn dagegen offen. Im hinteren Abschnitte des Keimes (Taf. XV, Fig. 58) befanden sich zu den Seiten der schmalen mesodermalen Scheidewand, in welcher das Nervenrohr und die Chorda liegen, zwei ungeheure, mit den Gefäßen der Area vasculosa in Verbindung stehende Höhlen, welche abnorm erweiterte Gefäße (wahrscheinlich Äste der Aorta) darstellen. Indem diese Gefäße sich ausbreiteten, stülpten sie die Rückenfläche des Keimes vor, gaben dem Nervenrohr und der Chorda eine asymmetrische Lage, verdrängten die Cölomhöhlen (*PP*) nach dem äußeren Rande des Keimes und führten zu einem vollständigen Verschwinden der letzten Spur der primären Leibeshöhle. Die Umrisse der übrigen Organe sind in Folge der Degeneration undeutlich geworden. Der Rand der Blastodermscheibe dieses Keimes ist nach oben umgeschlagen, während das Entoderm der Scheibe verdickt ist und zahlreiche Falten bildet.

Die Einführung von 1 ccm 1%iger Rhodankaliumlösung vor dem Bebrüten, und am Ende des zweiten Tages der Bebrütung rief in allen Fällen eine Degeneration des Keimes hervor.

Bei der Injektion vor der Bebrütung wurde in einem Falle (Nr. 109) ein wohl entwickelter viertägiger Keim erzielt, doch war derselbe nicht ganz normal gebaut, indem der mittlere Rumpfabschnitt eine starke Krümmung nach rechts, d. h. nach der Bauchseite hin, aufwies. Bei der Injektion in Eier, welche zweitägige Keime enthielten, ergab sich auch in einem Falle ein fast normaler viertägiger Keim, doch war derselbe anämisch und Blutkörperchen waren nur in dem hinteren Theile der Area vasculosa zu bemerken.

Bei der Injektion vor der Bebrütung unterliegt der Keim schon auf einem sehr frühen Stadium der Degeneration und bisweilen kommt es auch zu der Bildung einer gürtelförmigen Scheibe (Nr. 108). Dieser Gürtel lag am Ende des vierten Tages der Incubation am Äquator des Eies und hatte einen sehr unebenen inneren Rand. Häufiger dagegen fand sich im Ei am Ende des vierten Tages der Incubation eine Blastodermscheibe, welche das obere Drittel des Eies umwachsen hatte. Sowohl der Gürtel wie auch eine der Scheiben bestanden auf dem größten Theile ihrer Ausbreitung nur aus flachem Ektoderm und einem entodermalen Syncytium mit zahlreichen Kernen und Dotterkörnchen. Das Mesoderm hat demnach in Folge der Degene-

ration des Keimes eine Wachsthumshemmung erfahren, während das Ektoderm und das Entoderm in ihrem Wachsthum fortfuhren. Auch hierbei ist eine Eigenthümlichkeit zu beobachten: im Entoderm, da wo das Mesoderm fehlt, bilden sich Höhlen, welche bisweilen nach Art der Gefäße erweitert sind, welch letztere aber trotzdem in den dem Keime benachbarten Theilen entwickelt sind. Diese Höhlen stülpen bisweilen die untere Schicht des entodermalen Syncytiums in der Richtung des Dotters vor, wie dies bisweilen auch bei der Erweiterung echter Gefäße bei Verdünnung des Eiweißes beobachtet wird (Nr. 36), doch enthalten die Höhlen niemals Blutkörperchen, noch sind sie mit Endothel ausgekleidet.

Bei der Injektion in bereits bebrütete Eier wird die Entwicklung sehr bald gehemmt und der Keim verwandelt sich schließlich bisweilen in eine formlose Masse. Die Degeneration beginnt auch hier mit dem Mesoderm des Keimes und am widerstandsfähigsten erweisen sich wiederum die Gewebe der Blastodermscheibe und die Embryonalhüllen.

Eine analoge Wirkung wird durch Einführung von 1 ccm 2,5%iger Lösung von Manganum sulphuricum in unbebrütete Eier oder von 1 ccm 1,25%iger Lösung am Ende des zweiten Bebrütungstages erzielt. Nach Injektion von Manganum sulphuricum in das Eiweiß zeigt sich nach einiger Zeit ein schwarzbrauner Niederschlag, welcher wahrscheinlich auf Oxydationsprocesse, hervorgerufen durch diese Substanz, hinweist. Bei der Injektion am zweiten Bebrütungstage erfolgt die Degeneration mit großer Beständigkeit (von 6 Eiern kam kein einziges zur Entwicklung) und erstreckt sich häufig auch auf die Blastodermscheibe. In ersterem Falle (Injektion unbebrüteter Eier) kann eine Entwicklungshemmung im ersten Beginn der Entwicklung stattfinden, bisweilen aber dauert die Entwicklung noch eine geraume Zeit fort. Ein Keim (Nr. 85), welcher im Verlaufe von 2 Tagen die Gestalt eines 30stündigen normalen Keimes erreicht hatte, zeigte interessante Abweichungen im Bau seines Nervenrohrs. Im Gebiet der dritten Hirnblase (Taf. XIV, Fig. 49 *A*) und außerdem noch im vorderen Abschnitte des Rückenmarks (Taf. XIV, Fig. 49 *B*) ist die Rückennaht des Nervenrohrs stark in das Innere des letzteren hereingeschoben, und senkt sich an einigen Stellen in Gestalt eines schmalen Keiles beinahe bis zum unteren Rande des Lumens des Rohrs herab; in Folge dessen nimmt das Lumen des Nervenrohrs die Gestalt eines Kartenherzens an. Beide deformirten Bezirke des Nervenrohrs sind durch einen kurzen, vollständig normal gebauten

Bezirk des letzteren von einander getrennt. Die Gewebe dieses Keimes befinden sich erst in beginnender Degeneration.

Die Einführung von 1 ccm koncentrirter Cocaïnlösung ruft keine besonderen Abweichungen hervor, mit Ausnahme einer gewissen Verzögerung in der Entwicklung. So erreichte ein Keim nach dreitägiger Bebrütung erst die Entwicklungsstufe eines 46stündigen Keimes, ein anderer hatte das Aussehen eines 48—52stündigen, ein dritter ein solches von 50, ein vierter von 68 Stunden. Bisweilen wurde eine Anämie des Keimes beobachtet (Nr. 96).

10. Guanin.

Die Einführung von 1 ccm koncentrirter Guaninlösung ruft bisweilen die Degeneration des Keimes und darauf auch der Blastodermscheibe hervor, wobei nach 5 Tagen ein bereits völlig degenerirter Keim vorgefunden wurde. Die ersten Tage jedoch geht die Entwicklung vor sich. So war ein Keim (Nr. 232) nach $2^1/_2$tägiger Bebrütung etwas in der Entwicklung zurückgeblieben (er entsprach einem zweitägigen Keime) und zeigte vergrößerte Dimensionen der primären Leibeshöhle im hinteren Abschnitte, sowie eine Entwicklungshemmung des Amnion. Die vordere Falte des letzteren fehlte vollständig, die seitlichen Falten waren kaum angedeutet. Die Degeneration hatte eben erst begonnen.

Die Einführung von 1 ccm koncentrirter Lösung in bereits 2 Tage bebrütete Eier führte zur Degeneration (diese Eier wurden am Ende des vierten Tages geöffnet); wird die Lösung in Eier eingeführt, welche nur einen Tag bebrütet worden waren, so tritt die Degeneration nicht so rasch ein, und der Keim hat Zeit einige Abweichungen zu erlangen, und zwar wurde konstatirt (Nr. 278bis), dass die Nervenanlage auf dem größten Theile ihrer Ausdehnung unverschlossen bleibt, während das Herz vor den Keim verlagert wird.

Im Allgemeinen führt die Einführung von Guanin zur Degeneraion, wobei letztere um so später eintritt, je jünger der Keim bei der Injektion war. Die Blastodermscheibe widersteht der Degeneration länger als der Keim, und von den Geweben des Keimes ist das Ektoderm am widerstandsfähigsten, wie dies auch bei den Injektionen von Kochsalz etc. der Fall war.

An Abweichungen von der Norm wurden die Entwicklungshemmung beim Amnion, die Vergrößerung der primären Leibeshöhle, das Nichtverschließen der Nervenfurche endlich die Verlagerung des Herzens nach vorn beobachtet.

Ich versuchte ferner 1 ccm koncentrirter Guaninlösung in 0,75%iger Kochsalzlösung einzuführen. Dabei verlief in einem Falle die Entwicklung während $2^1/_2$ Tagen normal, während sonst Abweichungen beobachtet wurden (Nr. 55). Der Gefäßhof war gut entwickelt, aber arm an Blut. Der Keim erreichte nicht die normale Größe. Die vordere Amnionfalte bedeckt kaum den vorderen Theil des Kopfes; dabei bleibt fast auf dem gesammten Verlaufe dieser Falte ein ziemlich breites, die seröse Hülle mit dem Amnion verbindendes Mesenterium bestehen. Der vordere Theil der Amnionhöhle liegt weit vor dem Keime, und unter demselben liegt das vor den ganzen Keim vorgeschobene Herz (Taf. XV, Fig. 59 *A*), welches mit seiner Wölbung nach vorn und nicht nach rechts gewendet ist. Links, etwas nach hinten zu, befindet sich die Anlage einer Amnionfalte.

Der Keim selbst zeigt folgende Abweichungen. Sein hinterer Abschnitt liegt, wie auch der vordere, schon auf seiner linken Seite und ist auch theilweise asymmetrisch entwickelt, da die Somiten der rechten Seite größer sind als diejenigen der linken Seite. Der vordere Theil der Nervenanlage ist in der Nackenregion bereits unter geradem Winkel gebogen (Taf. XI, Fig. 25). Durchmustert man die Schnitte, welche durch den Keim von vorn nach hinten geführt sind, so bemerkt man zuvor das Herz, dann den Pharynx mit den Kiemensäcken und dann erst das Gehirn; der Pharynx liegt demnach vor dem Gehirn und erscheint in Gestalt einer hinten geschlossenen, trichterartigen Höhle. Die Kiemensäcke und Kiemenspalten sind angelegt. Im Allgemeinen sind alle Organe des Keimes gleichsam verschoben, wobei die höher liegenden Organe, d. h. das Nervensystem, am weitesten nach hinten verschoben sind.

Das Nervensystem zeigt vorn das Gehirn mit seinen charakteristischen Encephalomeren und den primären Augenblasen (Taf. XV, Fig. 59 *B*; Taf. XVI, Fig. 59 *C*). Der vordere Theil des Gehirns ist in der Nackenregion stark nach der Bauchseite umgebogen und stülpt das Entoderm in der Richtung des Dotters vor, wobei das Entoderm zu beiden Seiten des Kopfes, besonders in der Region der Gehörblasen, beiderseits in Gestalt einer Falte stark nach oben vorspringt, so dass diese Falte an gewissen Stellen beinahe an das Ektoderm heranreicht. Die Nackenregion des Gehirns und der vordere Abschnitt des Rückenmarks verharren in Gestalt einer breiten offenen Furche (Taf. XV, Fig. 59 *D*), welche weiter nach hinten zu wiederum in eine geschlossene Röhre übergeht. An einer Stelle im hinteren Abschnitte des Nervenrohrs

bemerkt man im Inneren desselben einen kleinen, nach hinten gerichteten massiven Vorsprung.

Sekundäre Augenblasen fehlen und die Gehörblasen erreichen sehr große Dimensionen. Die Riechgruben sind entwickelt. Die Gewebe sind fast normal und der Degenerationsprocess erst im Beginnen.

Dieser Keim zeigt eine augenscheinliche Tendenz zur Omphalocephalie.

11. Alkohol.

Die Injektion von 1 ccm 20%igen Alkohols ruft eine bedeutende Verzögerung in der Entwicklung hervor, wie dies bereits durch Féré[1] nachgewiesen wurde.

Der Keim entsprach nach 3tägiger Bebrütung einem 33stündigen. Einige Eier, welche der Henne untergelegt und nach drei Wochen geöffnet wurden, zeigten Keime, welche auf dem 10—12tägigen Stadium stehen geblieben, aber alle zu Grunde gegangen waren, ohne sich weiter zu entwickeln.

Das Einführen von 0,5 ccm 40%igen Alkohols ruft bisweilen überhaupt gar keine Verzögerung in der Entwicklung hervor. Die Keime sind nach 4 Tagen augenscheinlich normal, jedoch anämisch, da nur sehr wenig Blutkörperchen vorhanden sind. Die Gefäße sind stellenweise erweitert.

Das Einführen von 1 ccm 40%igen Alkohols wirkt verschieden. Entweder ist diese Wirkung analog derjenigen der vorher erwähnten Dosen, indem eine Verzögerung in der Entwicklung (ein viertägiger Keim entspricht einem 46stündigen), eine Drehung nach dem Dotter mit der rechten statt mit der linken Seite (Nr. 150), Anämie und lokale Erweiterung der Gefäße sowie der primären Leibeshöhle im hinteren Körperabschnitte eintritt, oder aber es werden tiefgreifendere Abweichungen hervorgerufen (siehe unten), oder endlich die Entwicklung wird auf den ersten Stadien unterbrochen, wobei eine kleine, aus den typischen Blättern bestehende Blastodermscheibe gebildet wird, während der Keim der Degeneration verfällt.

Was die vorkommenden Abweichungen betrifft, wie sie sich aus dem Studium dieser abnormen Keime ergeben, so will ich mich hier bei zwei dreitägigen Keimen aufhalten. Beide waren zwergartig und

[1] Ch. Féré, Études expérimentales sur l'influence tératogène ou dégénérative des alcohols et des essences sur l'embryon du Poulet. Journ. Anat. Phys. Paris. 31e Année. p. 161—186. 1895.

einer von ihnen erreichte nur $^1/_4$ der Größe eines normalen Keimes. Weder der eine noch der andere ließ bei äußerer Betrachtung Eigenthümlichkeiten seines Baues erkennen. Bei dem einen Keime (Nr. 151) konnte man nur ein bogenförmig gekrümmtes Nervenrohr, welches mit seiner konkaven Seite nach rechts gerichtet sowie vorn leicht erweitert und in der Mitte verengert war, bemerken (Taf. XI, Fig. 22). Das Studium an der Hand von Schnitten zeigte, dass dieser Keim mit einem wohl entwickelten Amnion versehen war; während jedoch die Amnionhöhle im vorderen Theile ein sehr unbeträchtliches Lumen hat (Taf. XV, Fig. 57 *A*), erscheint dieses Lumen im mittleren (Fig. 57 *B*) und hinteren (Fig. 57 *C*) Theile von sehr beträchtlicher Größe und hat meistens die Form eines ungleichmäßigen Dreiecks, dessen Spitze nach der Eioberfläche gerichtet ist. Im allerhintersten Theile ist die Höhle nicht geschlossen (*C*). Es ist augenscheinlich, dass das Wachsthum der Wandungen der Amnionhöhle auch dann noch fortgedauert hat, als der Keim (und zwar speciell dessen hinterer Abschnitt) bereits zu wachsen aufgehört hatte.

Das Nervenrohr, welches vorn etwas erweitert ist und keine Hirnblasen gebildet hat (Taf. XI, Fig. 22 und Taf. XV, Fig. 57), ist im mittleren Abschnitte degenerirt und erscheint in Gestalt eines dünnen massiven Stranges (Fig. 57 *B*). Im allerhintersten Abschnitte (Fig. 57 *C*) ist die caudale Anschwellung (renflement caudal) des Nervenrohrs erhalten geblieben. Die Anlagen der Augen und Gehörblasen fehlen, doch liegen im vordersten Abschnitte des Keimes asymmetrisch (die linke vor der rechten) zwei Grübchen, welche an Riechgruben erinnern.

Die Chorda ist entwickelt, in ihrem mittleren Theile jedoch degenerirt, der Pharynx von abweichender Gestalt. Das Mesoderm ist nicht segmentirt (wahrscheinlich ist die Segmentirung sekundär verschwunden). Die Wand der Cölomhöhle ist stellenweise stark verdickt. Das Herz ist bedeutend nach vorn verlagert und seine Schlinge liegt vor dem ganzen Keim.

Im vorderen Abschnitte des Keimes bemerkt man noch gewisse unregelmäßig angeordnete epitheliale Röhren, deren Bedeutung mir nicht klar geworden ist. Vielleicht sind dies Kiemensäcke, welche sich abgesondert haben.

Ein anderer Keim (Nr. 229) zeigte ein erweitertes Vorder- und ein schmales Hinterende. Ein Amnion war nicht entwickelt. Der vordere Theil war degenerirt, doch war noch zu erkennen, dass das Nervenrohr vorn mit unregelmäßigen Falten versehen und in dorso-

ventraler Richtung komprimirt war. Die primären Augenblasen und die Hörblasen fehlten augenscheinlich. Die weiter hinten gelegenen Theile zeigten eine beträchtliche Asymmetrie. Das Herz war in normaler Weise nach der rechten Seite verlagert, dabei aber von sehr geringen Dimensionen und es enthielt fast gar keine Blutkörperchen.

Das Nervenrohr, statt auf der linken Seite zu liegen, ist gleichfalls nach der rechten Seite hin verlagert. Diese Eigenthümlichkeit steht mit der außerordentlich starken Entwicklung des Cöloms der linken Seite in Verbindung (Taf. XVI, Fig. 60 *A*, *B*, *C*). Das Cölom der rechten Seite ist gleichfalls erweitert, aber in viel geringerem Maße, als dasjenige der linken Seite. Das extraembryonale Cölom ist nur in den dem Keime zunächst liegenden Theilen erhalten. Auf der linken Seite bemerkt man jedoch die Anlagen der Nephridialkanäle, während die Wolff'schen Gänge augenscheinlich weder auf der einen, noch auf der anderen Seite vorhanden sind. Die Segmentirung des Mesoderms ist verschwunden.

Eine eigenartige Besonderheit zeigt der hintere Theil des Keimes, welcher in Gestalt eines gesonderten Schwanzanhanges nach der rechten Seite und nach oben umgebogen ist (Taf. XVI, Fig. 60 *B*, *C*). Dieser Anhang enthält nebst dem Mesoderm auch die Chorda und in seinem basalen Theile auch das Nervenrohr, doch kreuzen sich diese beiden Organe, so dass die Chorda oberhalb des Nervenrohres zu liegen kommt.

Durch die Wirkung des Alkohols werden demnach, abgesehen von Wachsthumshemmung, Verzögerung in der Entwicklung und Degeneration neben der bei anormalen Bedingungen gewöhnlichen Erweiterung der Gefäße und Anämie noch folgende Erscheinungen hervorgerufen: Starke und regelwidrige Krümmung verschiedener Theile des Keimes, z. B. Verlängerung des Schwanzanhanges und dessen Umbiegung nach vorn, bei gleichzeitiger Verlagerung der in ihm enthaltenen Organe. Eben so wird bisweilen die Entwicklung der Hirn-, Augen- und Hörblasen und in gewissen Fällen auch die Entwicklung des Amnions unterdrückt.

Es kann ferner eine asymmetrische Entwicklung des Cöloms sowie des Amnions beobachtet werden.

Bei Degeneration unterliegt derselben der Keim früher als das Amnion und die Elemente der Blastodermscheibe.

12. Wirkung des Gipscements.

Ich habe bereits darauf hingewiesen, dass in denjenigen Fällen, wo das Verkleben mit Gipscement mit der nöthigen Genauigkeit

vorgenommen worden war, keine Abweichungen beobachtet wurden und normale Keime erzielt worden sind. Bei absichtlich unsorgfältig ausgeführtem Verkleben oder, um eine einfachere Methode anzuwenden, bei Einführung eines Tropfen Cements, in welchem das stark alkalische Wasserglas wahrscheinlich das wirksame Mittel repräsentirt, in das Eiweiß wurden Abnormitäten erzielt, obgleich auch hierbei etwa ein Drittel der (drei- und viertägigen) Keime normal blieb. In anderen Fällen erfolgte eine Degeneration des Keimes, wobei jedoch die Elemente der Blastodermscheibe am Leben blieben ($3^1/_2$ Tage). Bisweilen (Nr. 303) nimmt die Blastodermscheibe eine gürtelförmige Gestalt an (3 Tage). Eine interessante Abweichung von der Norm zeigt ein Ei (Nr. 299) nach dreitägiger Bebrütung. Der Keim selbst ist in hohem Grade degenerirt, aber die Elemente der Blastodermscheibe sind nicht nur am Leben geblieben, sondern haben sogar ein Amnion gebildet. Zu den Seiten des Keimes ist dieses Amnion nur durch unbedeutende Falten vertreten, aber vor und hinter dem Keime sind die Falten bereits verwachsen und es haben sich auf diese Weise Höhlen gebildet, von welchen die vordere weitaus die größte ist (Taf. XVI, Fig. 64 *A*). Ihre Wandung bildet unregelmäßige Falten und zwischen ihren beiden Blättern ist ein Netz von aus sternförmigen Zellen bestehenden Brücken wohl entwickelt, insbesondere an denjenigen Stellen, wo die Schichten des Amnions weiter von einander abstehen. Weder die vordere, noch die hintere Amnionhöhle umhüllen irgend einen Theil des Keimes, was naturgemäß durch den Umstand erklärt wird, dass die Entwicklung und das Wachsthum der Hüllen sowohl, wie der Blastodermscheibe, auch dann noch fortdauerte, als die Entwicklung des Keimes unterbrochen wurde.

Eine interessante Abnormität zeigte das Amnion bei einem dreitägigen Keime (Nr. 3bis). Von außen (Taf. XI, Fig. 23) lässt der Keim unregelmäßig geformte Hirnblasen, in der Dorsoventralrichtung außerordentlich in die Länge gezogene Augen- und Hörblasen, ein erweitertes Nervenrohr und Extremitäten, welche augenscheinlich nur auf der linken Seite zur Entwicklung gelangt sind, erkennen. Im Zusammenhang mit der starken Entwicklung der hinteren linken Extremität zeigen die Organe des hinteren Keimabschnittes eine asymmetrische Lage. Auf Schnitten zeigt sich noch eine Eigenthümlichkeit des Nervenrohrs, dessen Lumen überhaupt stark erweitert ist. Im mittleren Abschnitte des Rumpfes bildet das Nervenrohr auf der rechten Seite einen blinden hohlen Fortsatz (Taf. XVI, Fig. 61 *C*), welcher nach hinten gerichtet ist. Die Somiten der rechten

Seite sind im Bereiche des Fortsatzes nach unten verschoben. Der rechte Aortenast ist gleichfalls stark erweitert, während ihr linker Ast im Gegentheile an einigen Stellen sogar verengert und von sehr mäßigem Kaliber ist. Die bemerkenswerthesten Eigenthümlichkeiten dieses Keimes bestehen in der Gestaltung des Amnions. Im vorderen Theile (Taf. XVI, Fig. 61 *A*) sind die inneren Ränder der Amnionfalten mit einander verwachsen unter gleichzeitiger Bildung einer ektodermalen Verdickung oder Naht. Diese Naht ist außerdem an das Ektoderm der Rückenoberfläche angewachsen, so dass deren Zellen von denjenigen der Naht nicht mehr unterschieden werden können. Weiter nach hinten zu (Fig. 61 *B* und *C*) wächst eine jede der Amnionfalten an der betreffenden Seite mit dem Ektoderm des Keimes seitlich zusammen, wobei die Amnionhöhlen immer kleiner und kleiner werden, um schließlich ganz zu verschwinden, und die Verwachsungsstelle durch eine nur dem Ektoderm entstammende Verdickung gekennzeichnet wird. Noch weiter hinten bleiben die Amnionfalten frei. Die Cölomhöhlen der rechten und linken Seite werden dabei nach der Dorsalseite umgebogen und breiten sich durch Wucherung stark aus. Diese Anomalie erinnert an die unter Nr. 243 weiter oben beschriebene Missbildung (Bromlithium; Taf. XV, Fig. 53).

Die bei dem eben beschriebenen Keim beobachtete Erweiterung der Gefäße und des Lumens der Nervenröhre wurde auch bei anderen Keimen konstatirt. Bei einem $3^1/_2$tägigen, der Degeneration verfallenen Keim (Nr. 13), bei welchem man die Verhältnisse der Organe jedoch noch feststellen konnte, waren die Aortenäste gleichfalls asymmetrisch erweitert, das Lumen des Nervenrohrs war fast kreisrund und seine Wandungen von gleichmäßiger Dicke; die seitlich entstandenen Amnionfalten hatten gleichsam die Seitenwände des Keimes nach sich gezogen, so dass der Rücken des Keimes nicht nur nicht gewölbt, sondern sogar etwas einwärts gebogen ist. Die Somiten erwiesen sich als über dem Nervenrohr liegend (Taf. XVI, Fig. 64 *B*). Diese Erscheinung steht wahrscheinlich im Zusammenhang mit der Hemmung des Wachsthums in der Rückenfläche des Keimes.

Sehr häufig wurde eine Anomalie beobachtet, bei welcher das Nervenrohr unverschlossen blieb oder in dessen Kopfabschnitt und Rumpfabschnitt sich unregelmäßige Falten bildeten. So hatte bei einem dreitägigen Keim (Nr. 301), welcher äußerlich eine kleine unregelmäßige nach hinten allmählich sich verengernde Masse vorstellte, die Nervenanlage eine außerordentlich eigenartige Gestalt. Vorn hatte sie die Form einer kleinen Röhre von geringem Durch-

messer, welche an ihrem Ende nach der Bauchseite zu umgebogen war. Weiter hinten ging sie in eine auf der Dorsalseite offene Rinne über, im Niveau des Herzens dagegen in ein breites Plättchen. Weiter nach hinten geht die Nervenanlage wiederum in eine breite Rinne mit etwas erhöhten Rändern über, und schließlich wiederum in ein allseitig geschlossenes Rohr, welches jedoch einen bedeutend größeren Durchmesser besitzt als im Kopfabschnitt. Dieses Rohr liegt asymmetrisch und der hintere Abschnitt des Keimes hat sich überhaupt schon auf die linke Seite gedreht. Eine der Eigenthümlichkeiten der Nervenanlage besteht darin, dass sie in ihrem erweiterten Bezirk, namentlich im Gebiete ihrer verdickten Ränder, kleine geschlossene Follikel bildet, welche meist in Verbindung mit der Anlage bleiben, sich aber bisweilen von derselben ablösten (vgl. Taf. XIV, Fig. 45 *A* u. *B* und Taf. XIII, Fig. 42). Diese Follikel liegen bald symmetrisch angeordnet, bald ohne ersichtliche Ordnung; sie dürften wohl keinerlei morphologische Bedeutung besitzen, und ihre Entstehung ist wohl durch verstärktes Wachsthum der Nervenanlage in deren erweitertem Bezirk bedingt, während die Ausbreitung des vorderen und des hinteren Endes durch Verschließen in Gestalt eines Rohres unterbrochen worden war.

Die Anlagen des Pharynx, der Chorda, welche jedoch das hintere Ende des Keimes nicht erreicht, und des Herzens waren vorhanden. Das Herz ist außerordentlich in die Länge gezogen und verläuft über eine beträchtliche Ausdehnung des Keimes. Diese Eigenthümlichkeit steht in Abhängigkeit von dem Umstande, dass der mittlere Theil des Keimes augenscheinlich noch im Wachsthum fortgefahren hat, nachdem das Wachsthum des vorderen und hinteren Keimabschnittes bereits unterbrochen war. Die Aortenäste sind bedeutend erweitert. Der hintere, schwanzartige Anhang des Keimes besteht aus einer mesodermalen Masse und dem in ihrer Mitte liegenden Nervenrohr. Die Chorda ist in diesem Theil nicht entwickelt. Die übrigen Organe weisen keine nennenswerthen Abweichungen von der Norm auf.

Eine analoge Abnormität zeigt ein anderer Keim (Nr. 302), bei welchem der vordere Kopfabschnitt der Nervenanlage die Gestalt eines unregelmäßig geformten Rohres besitzt (Taf. XVI, Fig. 62 *A*), weiter nach hinten in eine asymmetrische Rinne und in der Nackenregion in eine ziemlich breite Platte übergeht (Fig. 62 *B*). Das Rückenmark hat die Gestalt eines Rohrs, wobei in der vorderen Rumpfregion von Seiten der Rückennaht ein dreieckiger Vorsprung

in das Lumen des Rohrs hereinragt; dieser Vorsprung steht mit der Anlage der Ganglien in Verbindung und stellt wahrscheinlich ein Produkt der Wucherung der Ganglienleiste vor (Fig. 62 *C*).

Die Chorda, der Pharynx und das Herz bieten nur unbedeutende Abweichungen. Das vordere Ende der Chorda ist fast unter einem rechten Winkel nach unten umgebogen (Fig. 62 *B*). Die Gestalt des Pharynx ist anormal, die Kiemensäcke fehlen. Die Muscularis des Herzens ist auf der Dorsalseite noch nicht verschlossen. Anlagen der Sinnesorgane sind nicht vorhanden. Der hintere Theil des Keimes ist normal.

Analoge Abweichungen in Verbindung mit starker Asymmetrie zeigt ein dritter Keim (Nr. 307). Auch hier hat die Nervenanlage im Kopfabschnitt die Form eines abnormen, asymmetrisch (mehr nach der linken Körperseite hin) liegenden Rohrs, im Rumpfabschnitt (Taf. XVI, Fig. 65) dagegen die Gestalt einer leicht nach außen gewölbten Platte, welche ebenfalls nach der linken Seite hin verlagert ist. Der hintere Theil des Keimes ist degenerirt. Die Chorda liegt unterhalb des mittleren Abschnitts der erwähnten Platte. Die größte Asymmetrie zeigt das Mesoderm. Die Cölomhöhlen der linken und rechten Körperhälfte sind mit einander verwachsen, doch ist nur die eine Reihe der Somiten, und zwar die linke, vollständig ausgebildet. Was die rechte Reihe betrifft, so kann man annehmen, dass dieselbe durch eine Reihe von Mesodermansammlungen vertreten wird, welche dem Darmfaserblatt von rechts anliegen (*Pv*?). Um diese Anordnung der rechtsseitigen Somiten zu erklären, muss man annehmen, dass das Cölom der linken Seite, während es dem rechtsseitigen Cölom entgegenwuchs, sich von oben her (von der Dorsalseite) um die schwach entwickelten Somiten der rechten Seite herumgebogen hat und dann erst mit dem Cölom der rechten Seite verschmolzen ist; in Folge dessen erhielten dann auch die Somiten der rechten Körperseite ihre Lage unter dem Cölom. Die Gefäße in der Area vasculosa sind erweitert, in dem Keim dagegen gar nicht entwickelt. Die primäre Leibeshöhle des Keimes ist stärker entwickelt, als bei normalen Keimen.

Ein vierter Keim (Nr. 304) war zwar bereits der Degeneration verfallen, ließ aber trotzdem die ihm eigenthümlichen Abweichungen erkennen. Obgleich dieser Keim 3 Tage alt war, so war er doch in Größe und Gestalt stark zurückgeblieben und glich eher einem $1^1/_2$ tägigen Keim. Der verschlossene Kopfabschnitt der Nervenanlage bildete unregelmäßige Falten und in der Nackenregion hatte diese Anlage noch die Gestalt einer offenen Rinne. Der Pharynx erreichte

eine ungeheure Größe und hatte äußerst dünne Wandungen. Auch das Nervenrohr hatte im hinteren Abschnitt ein erweitertes und fast kreisrundes Lumen, wobei seine Wandungen in diesem Abschnitt überall von gleicher Stärke waren. Einige Gefäße waren ebenfalls erweitert.

Die Abweichungen, welche durch den Gipscement hervorgerufen werden, können demnach in Folgendem zusammengefasst werden. Erstens, Degeneration des Keimes, welche in gewissen Fällen kein Hindernis bildet für das weitere Wachsthum der Blastodermscheibe und der Hüllen; zweitens ungleichmäßiges Wachsthum in verschiedenen Theilen des Keimes, z. B. Wachsthumshemmung im vorderen und hinteren Abschnitt oder in einer Körperhälfte, was eine Asymmetrie des Keimes zur Folge hat. Drittens Unterdrückung einiger Anlagen, z. B. der Sinnesorgane, der Kiemensäcke, der Hirnblasen. Viertens Nichtverschließung eines Theils (meist des mittleren) der Nervenanlage, ferner Bildung abnormer unregelmäßiger Falten und Fortsätze von den Wandungen der Anlage aus, welche bisweilen im Zusammenhang mit den Bedingungen des ungleichmäßigen Wachsthums der Nervenanlage stehen. Fünftens Erweiterung der Gefäße, der Höhle des Nervenrohrs, des Pharynx. Sechstens Verwachsen der Amnionfalten mit den Körperwandungen des Keimes.

Augenscheinlich stimmt die Wirkung des Gipscements (und speciell des Wasserglases) mit der Wirkung vieler anderer Substanzen überein.

13. Ungleichmäßige Erwärmung.

Die Versuche mit ungleichmäßiger Erwärmung habe ich nur nebenher angestellt, indem ich mir klarzulegen suchte, in wie fern die Verklebung der Eischale mit Harzen und überhaupt mit heißen Klebemitteln anwendbar ist. Bei der Verklebung mit heißem Kanadabalsam (ohne vorhergehende Injektion) erzielte ich regelwidrige Krümmungen des Keimes und außerdem noch eine bemerkenswerthe Abnormität. Die abnorme Krümmung bestand darin, dass ein dreitägiger Keim im Bereich der vorderen Extremitäten fast unter einem rechten Winkel nach der linken Seite (d. h. der Dorsalseite) umgebogen war. Die Hirnblasen dieses Keimes hatten ebenfalls keine ganz normale Gestalt, doch zeigte dieser Keim im Allgemeinen keine besonderen Abweichungen von der Norm.

Ein anderer Keim (Nr. 311) zeigte äußerlich eine eigenartige Gestaltung (Taf. XI, Fig. 24), und zwar ein vorderes erweitertes Kopfende und ein überaus enges Nervenrohr. Die Somiten sind zu

unterscheiden. Vorn im Kopfabschnitt liegt das schleifenförmig gekrümmte röhrenförmige Herz, und dahinter ein großer dreieckiger Fleck — eine massive Anhäufung von Mesodermzellen, wie dies aus den Schnitten ersichtlich wird.

Indem man die Schnitte nach dem hinteren Ende zu durchmustert, stoßen wir zuerst auf die Amnionhöhle mit faltigen, unregelmäßig gewundenen Wandungen (Taf. XVI, Fig. 66 *A*). Die Amnionhöhle ist von der dorsalen Seite verschlossen, und ihre Wandungen gehen nach hinten zu in zwei kleine, zu den Seiten des Kopfes liegende Amnionfalten über. Noch weiter hinten, im Bereich des Rumpfes, sind die Amnionfalten nicht entwickelt. Die Amnionhöhle enthält keinerlei Theile des Keimes und unter ihr liegt nur das nach vorn verlagerte Herz. Später treffen wir auf den Schnitten das Herz und sodann den Kopf des Keimes. Um das gegenseitige Verhältnis der Organe in dem vorderen Keimabschnitt verstehen zu können, muss man sich vorstellen, dass von vorn und zum Theil auch von der linken Seite her eine den Ektodermalfalten normaler Keime völlig entsprechende Ektodermfalte unter den Kopf des Keimes hereinwächst (Taf. XVI, Fig. 67); während diese Falte jedoch normalerweise sich zwischen den Pharynx und die Blastodermscheibe hereindrängt, hat sie sich bei unserem Keim zwischen den Pharynx und das Nervenrohr gelegt, und wächst viel tiefer ein als bei einem normalen Keim. Indem sie in das Innere hereinwächst, zieht sie erstens das Ektoderm des Kopfes nach sich und gleichzeitig biegt sich die Nervenanlage mit dem sie umgebenden Mesoderm unter einem spitzen Winkel nach hinten ein (Fig. 66 *B*, *C*, *D*). Das beim Hereinwachsen mitgerissene Ektoderm zieht auch die Hörblasen nach sich, welche, wie sich erweist, nicht mit dem äußeren Ektoderm sondern mit dem Ektoderm dieser Falten im Zusammenhang stehen (Fig. 66 *B*). Die Pharynxhöhle steht auf ihrer oberen Seite bereits mit der Höhle der ektodermalen Falte auf eine sehr beträchtliche Strecke hin in Kommunikation. Auf diese Weise wird auch die erweiterte Mundöffnung in diese Falte verlagert. Die Nervenanlage weist im Gebiete der Gehörblasen eine ziemlich tiefe, offene Rinne auf. Weiter nach vorn geht die Rinne in ein Rohr mit **T**-förmigem Lumen über, und biegt dann plötzlich nach hinten um, wobei sie zuerst die Gestalt eines ovalen, in dorsoventraler Richtung ausgezogenen Rohrs (Fig. 66 *C*) und weiter nach hinten (d. h. näher zu dem nach hinten umgebogenen vorderen Ende des Rohrs) die Gestalt eines in der Querrichtung erweiterten Rohrs hat. Dieses Rohr ist von unten (resp. von der

Dorsalseite) her eingebuchtet und oben (resp. an der Bauchseite) vorgewölbt. Wahrscheinlich entsprechen die Seitentheile dieser Erweiterung (Taf. XVI, Fig. 66 *D*, *Vo*) den Augenblasen. Die Linsen sind nicht angelegt. Die Nervenanlage erscheint im Gebiet des Rumpfes vorn in Gestalt eines horizontalen Plättchens (Fig. 66 *C*) und geht weiter hinten in eine Rinne über, während sie im hinteren Rumpfabschnitt die Gestalt eines Rohrs annimmt (Fig. 66 *D*). Im Allgemeinen hat sich der hintere Theil fast normal entwickelt: Die Chorda, die Somiten, die WOLFF'schen Gänge und die in die oben erwähnte Mesodermanhäufung hereinwachsende Allantois sind entwickelt. Allerdings ist die primäre Leibeshöhle im hinteren Abschnitt des Keimes etwas stärker entwickelt als bei einem normalen Keim, und eben so ist das hintere Ende des Rumpfes etwas nach der linken Seite gedreht, während das vordere Ende des Keimes keine Drehung erfährt.

Die charakteristischen Grundzüge für diese Missbildung sind demnach die regelwidrige Lage und das verstärkte Hereinwachsen der ektodermalen Falte, welch' letzteres die Verlagerung der Hörblasen zur Folge hat, ferner eine abnorme Krümmung des vorderen Nervenrohrendes. Wahrscheinlich steht auch das Nichtzuwachsen der Nervenrinne im Gebiet des Nackens im Zusammenhang mit dieser Krümmung, welche veränderte Spannungsbedingungen im Ektoderm und in der Nervenanlage hervorgerufen hat.

14. Anhang.

Ich hatte Gelegenheit einen Keim (Nr. 350) zu untersuchen, welcher sich unter normalen Bedingungen (aber allerdings im Thermostat) entwickelt hatte, und folgende Abnormitäten aufwies: Die Amnionfalten kommen kaum zum Ausdruck, und dies auch nur im vorderen Theile. Eine Drehung oder Krümmung des Keimes war nicht erfolgt. Das Nervenrohr ist nur in seinem hintersten Abschnitte verschlossen und erscheint in seinem vorderen Verlauf in Gestalt einer offenen, unregelmäßig gestalteten Rinne. Die Wände dieser Rinne bilden zwei Falten, und zwar eine große und eine kleine, welche beide im Inneren der Rinne liegen (Taf. XVI, Fig. 68 *B* u. *C*). Eine Strecke weit bleiben diese Falten ganz frei, bleiben aber mit ihren Enden mit dem Nervenrohr im Zusammenhang. Die große Falte enthält in ihrem Inneren eine Anhäufung von dicht gelegenen mesodermalen Zellen mit einer centralen Höhle, sowie ein Gefäß. Aller Wahrscheinlichkeit nach verdankt diese Höhle rein mechanischen Bedingungen bei der Bildung der obenerwähnten Falte ihre Entstehung,

in deren Inneres die Mesodermschicht mit hereingezogen worden war; sie besitzt keinerlei morphologische Bedeutung. Weiter nach hinten hat die Nervenanlage die Gestalt einer breiten Platte (Fig. 68 *D*, *E*) und geht sodann wieder in eine unregelmäßig geformte Rinne und zuletzt in ein normales Rohr über. Am Anfang des Rohrs befinden sich zu beiden Seiten zwei tiefe Falten des verdickten Ektoderms (Fig. 68 *F*). Die ektodermalen Anlagen der Sinnesorgane fehlen, was aber die primären Augenblasen betrifft, so sind sie vielleicht durch irgend einen der Vorsprünge an dem Nervenrohr repräsentirt; in Folge der unregelmäßigen Gestalt des letzteren kann dieser Punkt jedoch nicht mit Sicherheit festgestellt werden. Die Chorda ist entwickelt, allein ihr vorderes Ende bleibt im Zusammenhang mit der oberen Wand des Pharynx und ist unter einem rechten Winkel nach unten umgebogen (Fig. 68 *D*); weiter hinten bildet die Pharynxwand auf einer gewissen Strecke eine Längsfalte, welche sich bis zur Chorda hinzieht und ihren Ursprung wahrscheinlich ebenfalls der Verbindung zwischen der Chorda und der Pharynxwand verdankt. In der Höhlung des Pharynx bemerkt man ein kleines Häufchen blasenförmiger Zellen (Fig. 68 *E*, *Chz*). Auf Grund ihres Charakters bin ich geneigt zu glauben, dass diese Zellen sich von dem vorderen Ende der Chorda, da wo letztere mit der Wandung des Pharynx verwachsen ist, losgelöst haben. Kiemensäcke sind nicht vorhanden. Die vordere Ektodermfalte ist gut entwickelt (Fig. 68 *D*), und setzt sich an ihrem hinteren Ende in Gestalt einer kleinen, aus einer Zellschicht bestehenden Platte fort (Fig. 68 *E*), welche sich unter das Entoderm legt und die Bildung eines entodermalen Vorsprungs (*R. ent.*) längs der Medianlinie hervorruft. Längs dieses Vorsprungs verändern auch die Entodermzellen ihren Charakter: sie sind nicht mehr flach sondern ziemlich hoch und von den Zellen der Ektodermfalte nicht mehr zu unterscheiden. Das Herz ist normal gebildet.

Allgemeiner Theil.

Ich gehe nun über zur Vergleichung der von mir erzielten Resultate mit den Abnormitäten, welche von Dareste, Rabaud, Kästner und Anderen hauptsächlich unter veränderten Bedingungen physikalischen Charakters beschrieben wurden, ferner mit den Resultaten Hertwig's und Gurwitsch's bei der Entwicklung von Amphibieneiern in Lösungen und endlich mit den Resultaten, welche ich im ersten Theil dieser Arbeit mitgetheilt habe.

Unter den Veränderungen der **Blastodermscheibe**, hervorgerufen durch Einführung verschiedener Substanzen in das Eiweiß, erwähne ich hier speciell derjenigen, wo die Blastodermscheibe gar keinen oder einen in Degeneration begriffenen Keim enthält. Die Scheiben ohne Keim waren schon lange von BROCA (1862) und DARESTE (1876) und kürzlich erst von RABAUD[1] (1899) beschrieben worden. Diese Scheiben können nur aus Ekto- und Entoderm bestehen, ohne Theilnahme des Mesoderms an ihrem Aufbau. Solch' eine Scheibe zeigt meine Nr. 102 (Taf. XI, Fig. 29, Na Cl). In analoger Weise ist die sehr kleine Scheibe Nr. 65 (Taf. XV, Fig. 52, Chlorlith.) oder die Scheibe Nr. 46 (Taf. XIII, Fig. 40, Na Cl) gebaut, bei welchen jedoch das Ektoderm nur an einigen Stellen in Gestalt flacher Zellen erhalten ist; das Entoderm aller dieser drei Scheiben ist durch Syncytien mit zahlreichen Kernen und verschluckten Dotterkörnchen repräsentirt. Die Scheibe Nr. 13 endlich (Taf. XVI, Fig. 63, Nikotin) bestand ausschließlich aus einem solchen Syncytium und wies keinerlei Reste des Ektoderms auf.

Aus dem eben Dargelegten erhellt, dass gleichartig gebaute Scheiben, welche aus einem dem Randentoderm ähnlichen Syncytium bestehen, auch durch Vereinfachung aus komplicirter gebauten Scheiben entstehen können. Mit besonderer Deutlichkeit konnte ich diese Degradation an einer Reihe von Scheiben verfolgen, welche sich in Lithiumsalzen entwickelt hatten; an einigen dieser Scheiben war der Keim in Gestalt eines Häufchens degenerirender Zellen erhalten, während die aus den drei typischen Schichten bestehenden Scheiben, in denen bereits Gefäße angelegt waren, eine Neigung zur Degradation und zur Assimilirung aller Elemente zu denjenigen des Randentoderms an den Tag legten; dabei ging die Bildung der Syncytien und der energische Process der Aufnahme von Dotterkörnchen nicht nur an den Rändern, sondern auf der ganzen Ausdehnung der Scheibe vor sich, wie auch in fast allen oben beschriebenen Fällen. Selbstverständlich kann der Degradationsprocess in zweischichtigen Scheiben auch bereits vor der Entstehung des Mesoderms beginnen, es kann aber auch vorkommen, dass das Mesoderm mit in den Bestand des Syncytiums aufgenommen wird.

Im Allgemeinen jedoch kann der Process der Degeneration des Keimes und der Degradation der Scheibe in den einzelnen Fällen

[1] Vgl. DARESTE, Recherches sur la production artificielle des monstruosités etc. Paris 1891. p. 289 et 101. — RABAUD, Blastodermes des poules sans embryon (anidiens). Bibliogr. Anat. Paris. Tome VII. 1899.

augenscheinlich auf den verschiedensten Stadien beginnen, wobei die Degradation natürlich nur ein Schritt zur nachfolgenden Degeneration ist.

Die Scheibe Nr. 46 enthielt (Taf. XIII, Fig. 40) in ihrem Inneren eine abnorme Höhle. Diese Höhle erinnert zwar an eine Segmentationshöhle, konnte sich aber auch auf ganz anderem Wege, und zwar entsprechend den Höhlen der Blastodermscheibe bei Nr. 65 (Taf. XV, Fig. 52) gebildet haben. Da die Höhlen in dieser letzten Scheibe die Form von Blasen haben, welche in den Dotter vorspringen, und von diesem nur durch eine Schicht flacher Zellen getrennt sind, so erscheint es sehr wahrscheinlich, dass diese Blasen in Abhängigkeit von den Wachsthumsbedingungen der Scheibe durch das Entoderm gebildet wurden, als dasselbe noch einschichtig war. Man muss annehmen, dass das Entoderm zu wachsen fortfuhr, als die oberen Blätter eine Wachsthumshemmung erfahren hatten; in Folge dessen bildete es nunmehr Falten, welche sich später zu Blasen geschlossen haben.

Einen analogen Ursprung hat wahrscheinlich die in der Scheibe Nr. 40 beobachtete Höhle; obgleich sie in mehr oberflächlichen Schichten der Scheibe entstanden ist, verdankt sie ihre Entstehung doch dem ungleichmäßigen Wachsthum der verschiedenen Schichten der Scheibe.

Bisweilen können sich solche Scheiben (mit degenerirtem Keim) durch Wucherung ziemlich beträchtlich ausbreiten, wie z. B. die Scheibe Nr. 111 (Taf. XIII, Fig. 38, NaCl). Übrigens befand sich diese Scheibe augenscheinlich noch auf demjenigen Stadium der Degradation, wo die Zellen des Mesoderms sich schon dem entodermalen Syncytium zu assimiliren begannen, das Ektoderm jedoch seine Selbständigkeit noch bewahrte (Fig. 38 *B*).

Zu erwähnen sind die bei der Degradation vor sich gehenden **Veränderungen in den Kernen** der Scheibe: in gewissen Fällen (unter der Einwirkung von Nikotin, Nr. 13) fahren die Kerne fort sich auf karyokinetischem Wege zu theilen, doch sind die Chromosomen dabei außerordentlich verkürzt und nehmen die Gestalt von Kügelchen mit hellerem Inhalt an (Taf. XVI, Fig. 63); in anderen Fällen geht die Theilung augenscheinlich auf direktem Wege vor sich (unter der Einwirkung von Lithiumsalzen), doch nehmen überhaupt die Kerne oft eine blasenförmige Gestalt mit wenig zahlreichen Chromatinanhäufungen an. Um die Reihe von Formveränderungen der Kerne verschiedener Blätter des Keimes unter der Einwirkung von Einspritzungen

in das Eiweiß abzuschließen, wollen wir noch auf die eigenartigen Veränderungen der karyokinetischen Figuren im Ektoderm des Amnions eines unter der Einwirkung von Kochsalz entwickelten Keimes (Nr. 112, Taf. XII, Fig. 37 *B*) hinweisen, sowie auf das Anschwellen der Kerne in den Blutzellen, unter der Einwirkung von Zuckerlösung (Taf. XVI, Fig. 69).

Was den Übergang der karyokinetischen Theilung zur direkten Theilung und sogar zur Knospung betrifft, wie ich ihn im ersten Theil dieser Arbeit (p. 523) beschrieben habe, und welcher unter der Einwirkung gewisser Substanzen vor sich geht, so will ich bemerken, dass HÄCKER[1] unter der Einwirkung von Äther an *Cyclops*-Eiern einen analogen Übergang zur direkten Theilung erzielt hat.

Die Botaniker kommen in gegenwärtiger Zeit zu dem Schlusse, dass dieser Übergang, welcher bei Pflanzen durch die Wirkung vieler anästhesirender Substanzen hervorgerufen wird, dem verstärkten Stoffwechsel in den Zellen, wie er wenigstens im Anfang der Wirkung jener Substanzen auf die Zelle vor sich geht, zuzuschreiben ist[2].

Diese Schlussfolgerung ist in Übereinstimmung mit den Beobachtungen BALBIANI's und HENNEGUY's[3], wonach die Epithelzellen beim Wiederanwachsen des abgeschnittenen Schwanzes der Kaulquappe, d. h. da, wo eine energische Neubildung der Gewebe stattfindet, zum direkten Theilungsmodus übergehen, um sodann wieder zu der karyokinetischen Theilung zurückzukehren.

Bei der Regeneration einiger Formen, z. B. bei den Enteropneusten, erweist sich nach einer mündlichen Mittheilung von K. DAWYDOFF die direkte Theilung als der typische Vermehrungsmodus. Eben so ist auch unter normalen Bedingungen häufig die Beobachtung gemacht worden, dass die unter Bedingungen verstärkter Ernährung befindlichen Zellen sich amitotisch theilen (RUGE, 1889; ZIEGLER, 1891).

Dass der Stoffwechsel in Eiern der Cephalopoden und des Huhnes, unter der Einwirkung von Lösungen, bis zu einem gewissen Grade (wenigstens beim Beginn der Einwirkung) erhöht ist, wird durch das verstärkte Versenken der Merocyten in den Dotter bei den Cephalopoden, sowie durch den Umstand bewiesen, dass der Process der

[1] HÄCKER, Mitosen im Gefolge amitosenähnlicher Vorgänge. Anat. Anzeiger. Bd. XVII. 1899.

[2] MORKOWIN, Die Wirkung anästhesirender und giftiger Substanzen auf die Athmung höherer Pflanzen. Warschau 1901. (Russisch.)

[3] BALBIANI et HENNEGUY, Sur la signification physiologique de la division cellulaire directe. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. CXXIII. 1896. p. 264. Vgl. auch LOEB, 1895.

Aufnahme von Dotterkörnchen, welcher in normaler Weise nur an den Rändern der Scheibe vor sich geht, bei dem Huhn sich oft über die gesammte Scheibe erstreckt und überhaupt bedeutend energischer vor sich geht.

Bei den Cephalopoden kann der Übergang zur direkten Theilung in den Mesodermzellen, während ihrer verstärkten Vermehrung am oberen Pol (l. c. Fig. 39, 40, 58) und eben so in den, in Folge vermehrter Ernährung außerordentlich herangewachsenen Ektodermzellen (l. c. Fig. 44) beobachtet werden.

Es ist augenscheinlich, dass die in ungünstige Existenzbedingungen gerathenen Embryonalzellen, ehe sie zu degeneriren beginnen, durch eine Erhöhung des Stoffwechsels reagiren, welche von einem Übergang zum direkten Theilungsmodus begleitet wird. Selbstverständlich kann der Übergang zur direkten Theilung auch unter der Wirkung anderer Bedingungen möglich sein, aber jedenfalls ist der Charakter dieser Bedingungen höchst wahrscheinlich chemischer Natur. Wir haben freilich Beobachtungen von GALEOTTI und PIERALLINI[1], welche zeigen, dass die Kerne unter der Einwirkung von FARADAY'schen Strömen zur direkten Theilung übergehen, es ist aber überaus wahrscheinlich, dass auch diese Wirkung eine indirekte ist, d. h. dass sie in einer den Stoffwechsel erhöhenden Weise wirkt.

So verschiedenartig demnach die den Übergang von der karyokinetischen zur direkten Theilungsweise hervorrufenden Bedingungen auch sein mögen, so haben sie doch alle einen gemeinsamen Zug, und zwar den erhöhten Stoffwechsel, welcher denn auch die Ursache dieses Überganges repräsentirt.

Eine andere Gestalt der **Scheibe** beim Huhn, wie sie unter der Einwirkung von Lösungen erhalten wurde, ist die **gürtelförmige.** Ein Zerreißen der dem Keim zunächst liegenden Theile der Scheibe wurde nicht selten (Taf. X, Fig. 6 und 17) unter der Einwirkung von Chlornatrium (Nr. 115 u. 88) und Bromnatrium (Nr. 210) beobachtet. Wir müssen annehmen, dass dieses Zerreißen unter der Einwirkung eines ungleichmäßigen Wachsthums der Scheibe stattfindet, und zwar dann, wenn ihre peripheren Theile rascher wachsen als die centralen Theile, nicht aber in Folge von einer Zerstörung der Scheibenelemente an dieser Stelle, da eben diese Elemente sich gewöhnlich widerstandsfähiger zeigen als der Keim selbst, welcher in den angeführten Fällen zu

[1] GALEOTTI, Über experimentelle Erzeugung von Unregelmäßigkeiten des karyokinetischen Processes. Beitr. pathol. Anat. Bd. XX. 1896. — PIERALLINI (1896). — Näheres s. SCHIMKEWITSCH, Biolog. Centralbl. Bd. XXII. 1902.

wachsen fortfuhr. Lassen wir die Möglichkeit eines solchen Zerreißens auf früheren Stadien zu, wobei der Keim nach der einen Seite der gürtelförmig gewordenen Scheibe verlagert wird und sodann der Degeneration verfällt, so können wir das Entstehen gürtelförmiger keimloser Scheiben begreifen. Dauert das Wachsthum am Rande der Scheibe fort, so kann diese letztere, bei eintretender Vergrößerung der Öffnung, bis zum Äquator des Dotters und noch weiter herabsinken (vgl. Taf. X, Fig. 7, Nr. 90 und 105, unter der Einwirkung von Chlornatrium und Bromnatrium; Nr. 108 Rhodankali; Nr. 303 Gipscement).

Auf diese Entstehungsweise der gürtelförmigen Scheibe weist auch der oft äußerst unregelmäßige, gleichsam zerrissene innere Rand derselben hin. Es ist sehr leicht möglich, dass die von Dareste beschriebene Scheibe (l. c., vgl. seine Taf. I, Fig. 9), welche er für eine abnorme Gastrula hält, eben eine solche gürtelförmige Scheibe vorstellt. Dareste beschreibt ferner einige Scheiben mit entwickelten Keimen, aber von nicht ganz regelrechter (elliptischer) Form, und theilt ein interessantes Verfahren mit, um solche Scheiben zu erhalten (l. c. p. 292). Unter der Einwirkung chemischer Faktoren führt die Ungleichmäßigkeit des Wachsthums zu noch schroffer ausgesprochenen Abnormitäten. Der Rand der Scheibe ist bisweilen äußerst ungleich (Nr. 133 Zuckerlösung, Nr. 131 Jodkalium, Nr. 168 Nikotin; vgl. bei den Cephalopoden Taf. XXVIII, Fig. 6, 7 und 14) und der Keim kann nicht ganz in der Mitte der Scheibe, ja sogar ganz am Rande derselben liegen (Nr. 131 Jodkalium, Nr. 246 Nikotin).

Was die **Ausbreitungshemmung** bei einzelnen Theilen der Scheibe betrifft, so können die direkten Ursachen hierfür natürlich verschiedener Art sein, in einigen Fällen aber erweist sich als solche direkte Ursache augenscheinlich eine Hemmung in der Wucherung des Mesoderms. Dieses Blatt zeigt sich bei den Keimen als am wenigsten widerstandsfähig gegen schädliche chemische Einflüsse. Bei eintretendem Wachsthumsstillstand des mittleren Blattes fahren das Ektoderm und das Entoderm fort zu wachsen, und bilden dabei Falten, massive Wülste oder zahlreiche Verdickungen (Falten oder Verdickungen des Entoderms allein: Nr. 36 und 92 bei Verdünnung des Eiweißes; — des Ektoderms und des Entoderms gleichzeitig: Nr. 210 Bromnatrium und Nr. 37, Taf. XIII, Fig. 41 *A*, Chlornatrium; endlich Falten und Verdickungen des Ektoderms allein: Nr. 101 Chloralhydrat, Nr. 35, Taf. XIII, Fig. 39 und Nr. 90, Taf. XI, Fig. 30, Chlornatrium u. a.).

In Betreff der wulstartigen Verdickungen kann man nach Analogie

mit dem, was wir bei der Besprechung der Frage über die Hemmung des Wachsthums beim Amnion gesehen haben, annehmen, dass diese Verdickungen eine weitergehende Formveränderung der ursprünglichen Falten vorstellen.

Bei Hemmungen der Ausbreitung des intraembryonalen Entoderms kann man bisweilen auch dessen Verdickung in Folge Vermehrung der Schichtenzahl bemerken (Nr. 282, Taf. XI, Fig. 27, bei Verminderung des Eiweißquantums).

Unter der Einwirkung starker Lösungen von Chlornatrium (Nr. 111, Taf. XIII, Fig. 38) können sämmtliche Schichten der Scheibe Falten bilden, welche entweder sich in den Dotter hinein erstrecken, oder sich über die Oberfläche der Scheibe erheben. Eine Erscheinung, welche zu derselben Kategorie gehört, erblicken wir in dem Umbiegen der Scheibenränder nach unten oder nach oben; diese Umbiegungen sind bisweilen so stark ausgesprochen, dass der Scheibenrand röhrenförmig zusammengerollt, oder bei der gürtelförmigen Scheibenform doppelt über einander geschlagen sein kann (vgl. Nr. 90, Taf. XI, Fig. 30, Chlornatrium, eben so Bromnatrium u. a. m.).

Eine scharf ausgesprochene Umbiegung kann wahrscheinlich durch einfache Veränderungen der physikalischen Beschaffenheit dieser oder jener Schichten und gewisser Punkte der Blastodermscheibe unter dem Einfluss verschiedener Lösungen erklärt werden.

Besondere Beachtung verdient das Verhalten der Blätter am **Scheibenrande**, wenn die Ausbreitung der Scheibe gehemmt wird. Dieses Verhalten kann ein verschiedenartiges sein. Der Rand der Scheibe kann ausschließlich aus Ekto- und Entoderm bestehen, während das Mesoderm in einiger Entfernung vom Rande aufhört (Nr. 3, Taf. XIII, Fig. 43 *H*, Chlornatrium), bisweilen aber besteht ein ziemlich beträchtlicher Theil der (gewöhnlichen oder gürtelförmigen) Scheibe nur aus diesen beiden Schichten (siehe Rhodankalium). Bei der Ausbreitung der Scheibe über die Oberfläche des Dotters spielt demnach das Mesoderm die Rolle einer Unterlage oder eines beweglichen Trottoirs und eine Hemmung seines Wachsthums ruft die Bildung von Falten und Verdickungen dieser oder jener Keimblätter hervor; haben diese Blätter aber einmal die Verbreitungsgrenzen des Mesoderms überschritten, so wachsen sie in der gewöhnlichen Weise weiter. Die bei dem Wachsthumsstillstand des Mesoderms auf die Ausbreitung der ganzen Scheibe ausgeübte verzögernde Wirkung ist wahrscheinlich rein mechanischen Charakters und lässt sich vielleicht auf die Vermehrung der Reibung zwischen dem energischer wachsen-

den Ekto- und Entoderm einerseits und dem langsamer oder gar nicht mehr wachsenden Mesoderm andererseits zurückführen.

Bei der weiter oben beschriebenen Umbiegung des Scheibenrandes kann man bisweilen im Ektoderm Erscheinungen bemerken, welche an die Vorgänge bei den Cephalopoden erinnern.

So zeigte in einem Fall (Nr. 105, Taf. XII, Fig. 32 *C*, Chlornatrium) der nach unten umgeschlagene, aus verdicktem Entoderm und über dessen Rand hervorragendem Ektoderm bestehende Scheibenrand die Anwesenheit außerordentlich großer Zellen im Ektoderm, deren Anwesenheit leicht zu erklären ist, wenn man sich der Fig. 25 und 31 auf Taf. XXIX im ersten Theil dieser Arbeit erinnert. Wahrscheinlich hat sich das Ektoderm beim Umbiegen des Randes auf den Dotter gestützt und es hat ein temporärer Stillstand in seinem Wachsthum stattgefunden, und dieser Stillstand hat, eben so wie in den für die Cephalopoden angegebenen Fällen, zur Bildung großer Zellen geführt. Die Fig. 32 *C*, Taf. XII zeigt eine vollständige Analogie mit der Fig. 25 *C*, Taf. XXIX. In diesem wie in jenem Falle wurde der Widerstand umgangen, und das Wachsthum des Ektoderms setzte seinen Gang weiter fort.

Endlich kann noch eine dritte Form des Blastodermscheibenrandes beobachtet werden (Nr. 6 und 35, Taf. XIII, Fig. 39, Chlornatrium) und zwar zeigt sich dabei das Ektoderm außerordentlich verdickt, doch kann man nach Analogie mit dem, was für das Amnion beschrieben werden wird, annehmen, dass der Bildung der Ektodermverdickungen Faltenbildungen vorangehen. Es ist schwer zu entscheiden, was die Ursache war, welche die Verbreitung des Ektoderms über die Dotteroberfläche verzögerte. Was den Keim Nr. 35 (Fig. 39 *B*) betrifft, so kann man annehmen, dass hier diese Ursache in dem Umbiegen des Entodermrandes nach oben, auf das Ektoderm, lag, bei Nr. 6 aber wurde eine derartige Erscheinung nicht beobachtet. Jedenfalls lag hier ein mechanischer Grund vor, da die Vermehrung der Ektodermzellen nicht aufgehalten worden war.

Was die übrigen Veränderungen im **Ektoderm** betrifft, so erwähne ich hier die Bildung einer Deckschicht (Nr. 14, Taf. XV, Fig. 55, Nikotin). Die Bildung einer solchen Deckschicht beim Hühnchen kann durch den Umstand erklärt werden, dass die durch die Wirkung des Giftes geschwächten peripheren Zellen und deren Kerne einen großen Theil ihrer Elasticität verloren haben, flach geworden sind, und dass diese Zellen eine Schicht gebildet haben, welche möglicherweise in der That eine schützende Wirkung ausübt und zum Theil

die tieferliegenden Theile des Keimes vor der Wirkung der Lösungen bewahrt. Vom morphologischen Standpunkte aus betrachtet, kann eine solche Absonderung einer Oberflächenschicht auf dem Ektoderm am besten mit dem Teloderm oder Trophoblast auf der Oberfläche der Serosa bei den Sauropsiden verglichen werden; auf Grund des Aussehens dieser Zellen aber, und vielleicht auch vom physiologischen Standpunkte aus betrachtet, erinnert diese Schicht mehr an die Deckschicht der Knochenfische und die Rauber'sche Schicht der Säugethiere.

Eine analoge Erscheinung bietet wahrscheinlich die Bildung einer Schicht flacher Zellen unter dem Randentoderm bei dem Keim Nr. 243 (Taf. XV, Fig. 54, Bromlithium). Diese Schicht hat sich vermuthlich dadurch gebildet, dass der Process der Dotteraufnahme von Seiten des Entoderms aufgehört hat und die dem Dotter zunächst liegenden Zellen begonnen haben abzusterben und sich abzuflachen. Jedenfalls sind die ektodermale Deckschicht, wie auch die stellenweise eine Unterlage für das Randentoderm bildende Schicht, zwei gleichartige Erscheinungen.

Wir haben gesehen, dass bei dem Hühnchen, eben so wie bei den Cephalopoden (I, p. 522), die ersten Anzeichen der Veränderung bei **Degeneration** an den dem Dotter zunächst liegenden Theilen des Keimes beginnen, wobei hier wie dort die Bildung von Syncytien oder Plasmodien sowie blasenförmige Kerne beobachtet werden. Sodann fängt bei dem Hühnchen, eben so wie bei den Cephalopoden, das Mesoderm zu degeneriren an, wobei es beim Hühnchen in Bezug auf diesen Process das Entoderm weit überholt und überhaupt weniger widerstandsfähig erscheint, während die mit Dotter überladenen Theile des Entoderms so ziemlich am widerstandsfähigsten erscheinen. Das Ektoderm beginnt, eben so wie bei den Cephalopoden, erst nach dem Mesoderm zu degeneriren. Überhaupt schreitet die Degeneration, wie bei den Cephalopoden, so auch beim Hühnchen im Keime selbst von innen nach außen vor; beim Hühnchen beginnt sie stets am Keime selbst, während das Amnion und die Blastodermscheibe sich am widerstandsfähigsten erweisen. Die Gestalt der degenerirenden Kerne des Hühnchens stimmt mit derjenigen einiger degenerirender Kerne bei dem Keime der Cephalopoden überein, und zwar nehmen diese Kerne das Aussehen homogener Chromatinanhäufungen an (Theil I, Fig. 59 [14] und 63 [1] u. a. m.); eben so werden Chromatinanhäufungen innerhalb der Kerne und ihr Austritt in das Zellplasma beobachtet (Nikotin, Nr. 175), wie dies auch bei den Cephalopoden der Fall war (Taf. XXXI, Fig. 39 [13], 63 u. a. m.).

Die Bildung eines entodermalen Syncytiums steht wohl in Zusammenhang damit, dass die Wasser absorbirenden Lösungen überhaupt auf die Zellen selbst eine stärker hemmende Wirkung ausüben als auf deren Kerne, wie dies aus einer ganzen Reihe von Beobachtungen von HERTWIG (1805), LOEB (1895), WILSON (1897) u. a. m. hervorgeht.

Nach WILSON[1] unterliegen in den Eiern der Amphibien die dotterreichen Zellen, da sie weniger Aktivität besitzen, früher den Wirkungen der Salze, als die mehr aktiven Pigmentzellen. Nach GURWITSCH[2] hängen die durch Salze hervorgerufenen Abnormitäten sowohl von der unterdrückenden, wie von der erregenden Wirkung der Salze auf das Protoplasma ab, während gleichzeitig die dotterreichen, also protoplasmaärmeren Zellen der Wirkung von Salzen weniger stark unterworfen sind, als die Zellen des animalen Poles. In den Angaben beider Autoren ist ein gewisser Widerspruch zu finden. Im gegebenen Falle zeigen die dotterreichen Theile beim Hühnchen zuerst die Wirkung der Salze, degeneriren aber als die letzten.

WILSON hat demnach Recht, wenn er angiebt, dass die hemmende Wirkung der Salze zu allererst die protoplasmaarmen und dotterreichen Theile, d. h. Theile mit geringerer Aktivität, betrifft. Was aber die Widerstandskraft gegen die Degeneration betrifft, so gehören diese Theile im Gegentheil mit zu den am längsten ausdauernden, und zwar wahrscheinlich auf Grund besserer Nahrungsbedingungen und vermöge ihrer Fähigkeit, durch erhöhte Nahrungsaufnahme und Stoffwechsel auf Verschlimmerungen in den Existenzbedingungen reagiren zu können.

Ich gehe nunmehr zu den auf künstlichem Wege erzielten Veränderungen des **Amnions** über. Es bestehen zweierlei Ansichten über die Ursachen der Entstehung des Amnions: nach der einen Ansicht sind diese Ursachen rein mechanischen Charakters. Dieser Ansicht huldigen MINOT, VAN BENEDEN und JULIN[3], eben so SELENKA[4], ob-

---

[1] CH. B. WILSON, Experiments on the Early Development of the Amphibian Embryo under the influence of Ringer and salt solution. Arch. f. Entwicklungsmechanik. V. Bd. p. 615—648. 1897.

[2] ALEX. GURWITSCH, Über die formative Wirkung des veränderten chemischen Mediums auf die embryonale Entwicklung. Versuche am Frosch- und Krötenei (*R. fusca* und *Bufo vulgaris*). Ibid. III. Bd. p. 219—260. 1896.

[3] VAN BENEDEN et JULIN, Recherches sur la formation des annexes foetales chez les Mammifères. Arch. de Biologie. Tome V. 1884.

[4] SELENKA, Studien über die Entwicklungsgesch. der Thiere. 5. Heft. 1891.

gleich die Ursache des Processes selbst von diesen Forschern in verschiedener Weise aufgefasst wird. Nach der anderen Ansicht, welche von SEMON[1] mit großer Ausführlichkeit entwickelt und von HUBRECHT[2] unterstützt wurde, hängen die Ursachen der Amnionentwicklung von der Auslese ab und gehören der Klasse der ererbten Ursachen an. Zu Gunsten dieser letzteren Anschauung spricht auch der Umstand, dass bei dem Chamäleon die ringförmige Amnionfalte nach SCHAUINSLAND (1901) schon dann entsteht, wenn die Mesodermanlage noch kaum angedeutet ist.

Auf Grund der von mir erzielten Missbildungen kann man behaupten, dass das Wachsthum des Amnions unabhängig vom Wachsthum des Keimes vor sich geht und eben so, dass die Bildung eines Amnions auch bei fehlendem Keime wohl möglich ist.

Die Thatsache, dass das Amnion trotz der Degeneration des Keimes in seinem Wachsthume fortfährt, wird durch meinen Keim Nr. 299 bewiesen, welchen ich durch Einführung von Gipscement erhalten habe (Taf. XVI, Fig. 64); bei diesem Keime waren die vordere und die hintere Amnionkappe gut, die Seitenfalten dagegen nur schwach entwickelt, so dass vorn und hinten am Keime zwei Höhlen entstanden, welche keine Theile des Keimes selbst enthielten. Die Keime Nr. 165 (Taf. XV, Fig. 56, Nikotin), Nr. 311 (Taf. XVI, Fig. 66, ungleichmäßige Erwärmung), Nr. 55 (Taf. XV, Fig. 59, Guanin mit Chlornatrium) und Nr. 112 (Taf. XII, Fig. 37, Chlornatrium) zeigen die gleiche Abnormität wie Nr. 299, nur ist dieselbe auf den vorderen Abschnitt beschränkt.

Bisweilen erstrecken sich die Seitenfalten bis weit über das Hinterende des Keimes hinaus (Nr. 246, Nikotin), was nur durch den Umstand erklärt werden kann, dass die Falten über den Keim hinausgewachsen sind.

In vielen unter den angeführten Fällen hat die Amnionwand Falten gebildet und eine gewundene Gestalt angenommen; bisweilen weichen die beiden Blätter des Amnions auf eine ziemliche Entfernung aus einander und zwischen ihnen bildet sich ein System zelliger Brücken, an deren Aufbau augenscheinlich auch die Zellen des Ektoderms Antheil nehmen können (Nr. 112, Taf. XII, Fig. 37).

[1] SEMON, Entstehung und Bedeutung der embryonalen Hüllen und Anhangsorgane der Wirbelthiere. Compt. Rend. des Séances du III. Congr. intern. de Zoologie (Leiden) 1896. p. 289 und in: Zoologische Forschungsreise in Australien etc. Bd. II. 1894.

[2] HUBRECHT, The descent of the Primates. New York 1894. — Ders., Die Phylogenese des Amnions etc. Verh. k. Akad. Amsterdam 1895.

Die Unabhängigkeit des Wachsthums beim Amnion von dem Wuchs des Keimes dokumentirt sich auch noch in den Fällen von Hydropsie des Amnions, welche naturgemäß von einer Erweiterung der Amnionhöhle begleitet wird (bei Verdünnung des Eiweißes; Nr. 151, Taf. XV, Fig. 57, Alkohol). Dabei erfolgt augenscheinlich bisweilen nicht nur eine einfache Erweiterung dieser Höhle, sondern gleichzeitig auch eine Veränderung der Gestalt ihres Lumens und zwar in Abhängigkeit von dem ungleichmäßigen Wachsthume der verschiedenen Bestandtheile ihrer Wandung.

Die bemerkenswertheste Abweichung von der Norm zeigt aber ein Amnion, welches bei Einführung von Chlornatrium erzielt wurde (Nr. 102, Taf. X, Fig. 3 und Taf. XI, Fig. 29). Der Keim scheint entweder gar nicht zur Bildung gelangt, oder aber auf einem frühen Stadium der Degeneration verfallen zu sein, denn es ist keine Spur von demselben vorhanden; trotzdem ist auf der Blastodermscheibe eine Reihe von amniotischen Höhlen entstanden, welche, wie bereits mitgetheilt, als ein Produkt der Krümmung und Theilung zu betrachten sind. Dabei ist zu bemerken, dass die Amnionfalten durch die beiden Blätter des Ektoderms gebildet werden, indem die Scheibe kein Mesoderm enthält, doch setzen sie sich häufig am freien Rande in Gestalt einer nur einschichtigen Platte fort.

Die erwähnte Anomalie zeigt mit vollendeter Deutlichkeit, dass die Tendenz zur Bildung von Amnionfalten eine ererbte Eigenschaft des Keimektoderms ist, und unabhängig von den mechanischen Bedingungen auftritt, welche sich etwa durch seitlichen Druck auf den Keim äußern. Darauf deuten auch die Fälle von Zweitheilung der Amnionhöhle hin, wenn sich seitlich von der Haupthöhle eine kleinere supplementäre Höhle bildet (Nr. 38, Taf. XII, Fig. 33 *C* und *D*, Chlornatrium).

Ziemlich häufig tritt eine partielle oder totale Unterdrückung des Amnions auf; bei dem Keime Nr. 115 (Taf. XII, Fig. 35 *C* und *D*, Chlornatrium) findet sich nur eine kleine linke seitliche Falte; bei dem Keim Nr. 232 (Guanin) waren zwei seitliche Falten vorhanden, doch fehlten sowohl in ersterem wie in letzterem Falle die vorderen Falten. Bei den Keimen Nr. 69 (Chlornatrium) und Nr. 169 (Nikotin) fehlte das Amnion vollständig.

Noch häufiger kommt ein Stillstand im Wachsthum der Ränder der Amnionfalten vor, welcher dazu führt, dass die Amnionhöhle unverschlossen bleibt.

Die Untersuchung der Ränder solcher im Wachsthum aufgehal-

tener Falten erklärt uns die Ursache des Stillstandes. HIROTA (l. c. 1899) hat ganz richtig beobachtet, dass bei dem Wachsthum der Amnionfalten das Ektoderm rascher wächst wie das Mesoderm, doch wird dies besonders deutlich bei Keimen, welche sich unter anormalen Bedingungen entwickeln. Da die Wucherung des Mesoderms dabei aufgehalten wird, während das Ektoderm zu wachsen fortfährt, so bildet das letztere anfänglich Falten (Taf. XV, Fig. 51, NaBr), welche späterhin ihrerseits die massiven ektodermalen Anschwellungen hervorrufen (Nr. 101, Chloralhydrat; Nr. 38, Taf. XII, Fig 33 *B*, Chlornatrium; Nr. 37, Taf. XIII, Fig. 41 *A*, Chlornatrium; Nr. 3, Taf. XIII, Fig. 43 *B*, Chlornatrium). Es scheint mir, dass die unter normalen Bedingungen beobachteten Anschwellungen des Entoderms ebenfalls nichts Anderes als eine weitergehende Modificirung der Falten darstellen. Die inneren Zellen der massiven Anschwellungen nehmen die Gestalt unregelmäßiger, sternförmiger Zellen an, welche an mesodermale Zellen erinnern.

Stellenweise ist das Ektoderm, sowohl des Amnions als auch der Serosa, verdickt und wird dabei vielschichtig, und zwar bald in einer geringen (Taf. XIII, Fig. 41 *B*), bald in einer mehr oder weniger beträchtlichen Ausdehnung (Taf. XII, Fig. 33 *B* und *C*).

Bei starkem Auseinanderweichen beider Blätter des Amnions kann man ein energisches Eindringen der Ektodermzellen zwischen diesen Blättern beobachten, wobei diese Zellen denjenigen des Mesoderms ähnlich werden (Nr. 112, Taf. XII, Fig. 37) und man kann annehmen, dass mehrere in der Höhle zwischen beiden Blättern des Amnions eingeschlossene Zellen ektodermalen Ursprungs sind.

Die Hemmung im Verwachsen der Amnionfalten beruht demnach eben so wie der Stillstand in der Ausbreitung der Blastodermscheibe auf dem Wachsthumsstillstande des Mesoderms.

Ich bemerke, dass dieser Stillstand zu einer Erhaltung der runden Öffnung an der dorsalen Oberfläche des Amnions bis zur Hälfte des fünften Tages führen kann (Nr. 266, Taf. XIV, Fig. 47, Jodkalium), wobei der die Öffnung umgebende Ektodermring, wie auch bei normalen Keimen, außerordentlich verdickt erscheint.

Es sind ferner noch die Fälle zu erwähnen, wo der Keim über die hintere Falte des Amnions hinauswächst und diese letztere unter das hintere Ende des Keimes zu liegen kommt (Nr. 106, Taf. XIV, Fig. 44 *D*, Saccharum uvicum).

Bei der Einführung von Lithiumsalzen und Gipscement endlich wurde ein Anwachsen der Amnionfalten an die Dorsalfläche des

Keimes beobachtet (Nr. 234, Taf. XV, Fig. 53 und Nr. 3bis, Taf. XVI, Fig. 61). Es ist interessant, dass in einem dieser Fälle (Nr. 234) der Keim keine auffallenden Abweichungen zeigte, im anderen Falle dagegen (Nr. 3bis) die Abweichungen in einer asymmetrischen Entwicklung einiger Organe und der Bildung eines hohlen Fortsatzes des Nervenrohres bestanden. Das Verwachsen der Amnionfalten mit der Oberfläche des Keimes kann von einem Hereinwuchern der mit einander verwachsenen Ektoderme der Amnionnaht und des Keimes in das Innere des letzteren begleitet werden (Taf. XV, Fig. 53 *C* und *D*), wobei im Inneren der sich auf diese Weise unter dem Tegument des Keimes bildenden Ektodermmasse, deren Zellen die Gestalt unregelmäßiger und mit Fortsätzen versehener, den mesodermalen ähnlicher Zellen annehmen.

Dieser Umstand, in Verbindung mit den weiter oben angeführten ähnlichen Fällen, beweist, dass die Gestalt der Ektodermzelle in hohem Maße durch die Bedingungen ihrer Entwicklung beeinflusst wird. Die erwähnte Differenzirung kann mit der Formveränderung der Ektodermzellen der Pulpa (Stratum intermedium) des Emailorgans bei den Wirbelthieren verglichen werden, welche in früheren Zeiten die Histologen bei ihren theoretischen Auslegungen in Verwirrung setzte.

Es erscheint ferner sehr wahrscheinlich, dass die vorn am Keim Nr. 3bis befindliche, sich in den Dotter versenkende Vertiefung (Taf. XIII, Fig. 43 *A*, Chlornatrium) eine Formveränderung der vorderen Amnionkappe vorstellt. Eben so repräsentiren die vorn am Keim befindlichen Falten vielleicht auch die vordere Amnionfalte, in welche auch das Entoderm mit hineingezogen worden ist. Die Theilnahme des Entoderms am Aufbau der Amnionfalten erinnert außerordentlich an die bei der Bildung des Amnions der Reptilien beobachteten Vorgänge.

Was die **Allantois** betrifft, so wurde außer einer regelwidrigen Lage nicht selten auch ein vollständiges Fehlen derselben beobachtet (Nr. 107, Saccharum uvicum), wobei der hintere Abschnitt des Darmes allmählich enger wird; eben so fehlt die Allantois, wenn der hintere Abschnitt des Darmes in der Entwicklung gehemmt wurde (Nr. 106, Saccharum uvicum u. a.).

Dareste (l. c. p. 310) erzielte Keime mit vollständig fehlendem Amnion (und dazu noch in einigen Fällen ganz normale Keime) und eben so solche, bei welchen Theile des Amnions in der Entwicklung zurückgeblieben waren, z. B. die Kopfkappe (seine Taf. VI,

Fig. 7) oder die Schwanzkappe (seine Taf. VI, Fig. 9 u. a. m.); ferner beobachtete er bei seinen Keimen eine Hydropsie des Amnions (seine Taf. V, Fig. 4).

Die Verzögerung in der Entwicklung oder die gänzliche Unterdrückung der vorderen Amnionfalte beobachtete auch KÄSTNER[1] bei unterbrochener Bebrütung der Eier. Was nun die Allantois betrifft, so hat DARESTE nur einen Stillstand ihrer Entwicklung in späteren Stadien beobachtet, nicht aber eine Unterdrückung ihrer Anlage.

Die bei der **Area vasculosa** auftretenden Abweichungen habe ich nicht ausführlicher studirt, habe aber, außer völliger oder theilweiser Entwicklungshemmung der Gefäße auf dem Stadium isolirter Blutinseln, auch noch eine regelwidrige Anordnung der Gefäße und ihre stellenweise Erweiterung (z. B. bei Nr. 115, Taf. X, Fig. 6, Chlornatrium), wie sie auch von DARESTE (l. c. p. 242 u. f.) und KÄSTNER (1896, l. c. p. 139) angeführt werden, bei Einspritzungen in das Eiweiß sehr häufig beobachtet.

Die dem Keim häufig eigenthümliche Erweiterung der Gefäße kann auch in der Blastodermscheibe beobachtet werden. So wurde bei Verdünnung des Eiweißes mit Wasser eine Erweiterung der Gefäße in der Scheibe sowohl bei gleichzeitiger Degeneration des Keimes, als auch bei gleichzeitiger Erweiterung seiner Gefäße (Nr. 36) beobachtet, wobei die Gefäße oft das Entoderm in den Dotter vorstülpen. Es muss noch bemerkt werden, dass in der Masse des Randentoderms häufig eine Bildung von Höhlen beobachtet wurde, welche das Entoderm bisweilen ebenfalls leicht in den Dotter vordrängen (Nr. 33, Chlornatrium; Nr. 108, Rhodankalium; Nr. 92, verdünntes Eiweiß), aber kein Endothel besitzen und keine Blutkörperchen enthalten. Diese Erscheinung spricht indirekt gegen die Annahme einer Entwicklung des Endothels der Gefäße und der Blutzellen aus dem Entoderm: bei einer Hemmung in der Entwicklung des Mesoderms bilden sich weder Endothel, noch Blutzellen in diesen Höhlen.

Bevor wir zu den Abweichungen des Keimes selbst übergehen soll noch auf diejenigen Fälle hingewiesen werden, wo der **Blastoporus** deutlich im hinteren Abschnitt erhalten bleibt. Ich gebe diesem Gebilde aus dem Grunde den Namen Blastoporus, weil das Verhalten der embryonalen Blätter hier vollständig an das Verhältnis der Blätter

---

[1] KÄSTNER, Über die Unterbrechung der Bebrütung von Hühnereiern als Methode zur Erzeugung von Missbildungen. Verhandl. der Anat. Gesellschaft. X. Versamml. 1896. p. 141.

in der Primitivplatte der Reptilien erinnert, für welche die Bezeichnung Blastoporus unbestreitbar ist.

Am klarsten erscheint dies Verhalten bei dem Keim Nr. 131 (Taf. XV, Fig. 50, Jodkalium), wo man die dem inneren und dem äußeren Felde entsprechenden Theile deutlich erkennen kann, wenn man sie mit der WILL'schen[1] Zeichnung vergleicht, welche einen Schnitt durch die Primitivplatte eines Gekko darstellt. Analoge Verhältnisse finden sich nach NASSONOW[2] beim Strauß; jedoch konnte NASSONOW hier kein Lumen zwischen den beiden Blättern des Mesoderms in der Region des Blastoporus finden, während bei dem Hühnchen augenscheinlich eine spaltförmige Höhle vorhanden ist (Taf. XV, Fig. 50 *A*; *PPJ*). Man muss annehmen, dass diese Öffnung bei normalen Entwicklungsbedingungen sehr rasch vergänglich ist. Bei Nr. 282 (Taf. XI, Fig. 27 *D*, Verminderung des Eiweißgehaltes) sind diese Verhältnisse nicht so deutlich zu sehen, doch ist auch hier eine Öffnung vorhanden, durch welche ein konischer Vorsprung des Mesoderms nach außen vordringt. Das Verhalten dieses Vorsprungs zu den beiden Blättern des Mesoderms ist nicht klar, eben so wie die Beziehungen dieser beiden Blätter im Keime selbst. Der Keim Nr. 57 (Taf. XII, Fig. 36 *F*, Chlornatrium) lässt diese Beziehungen deutlicher erkennen als der vorhergehende Keim. Bei ihm ist nur das innere Feld und zwar in Gestalt eines durch den Blastoporus hervortretenden Wärzchens entwickelt, während das äußere Feld kaum ausgesprochen ist. Demgemäß ist bei diesem Keim auch die Entwicklung des Hautfaserblattes unterdrückt. Da mir keine Ausgangsstadien zu Gebote stehen, so kann ich nicht auf eine Besprechung der Streitfrage über die Gastrulation beim Hühnchen eingehen, doch könnte man nach Analogie mit den Reptilien glauben, dass der erwähnte Blastoporus einen Rest der für das vordere Ende der Primitivfurche des Hühnchens beschriebenen Vertiefung vorstellt. Es ist von Interesse, dass eine analoge Hemmung im Verwachsen des Blastoporus auch bei den Amphibien unter

[1] WILL, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. Zool. Jahrbücher. Abth. f. Anat. u. Ontog. Bd. VI. Textfigur auf p. 563. 1893.

[2] NASSONOW, Zur Entwicklungsgeschichte des afrikanischen Straußes. Warschau 1894. p. 36. Taf. III, Fig. 21—23. Vgl. MITROPHANOW, Versuche über die anfängliche Entwicklung der Vögel. Warschau 1898, Fig. 19, p. 20 (russisch), ferner TICHOMIROV, Signification des recherches embryologiques pour la Classification. Congrès internat. de Zool. Moscou 1898, p. 33, ferner EISMOND in den Protokollen der Warschauer naturf. Gesellschaft 1891, Februar (russisch); siehe auch KOLLMANN, 1893.

der Einwirkung der Lösungen von Kochsalz und Lithiumsalzen beobachtet wurde[1], obgleich andererseits der Mechanismus des Blastoporusverschlusses bei dem Hühnchen und den Amphibien ein vollständig verschiedener ist.

Was die Veränderungen in der äußeren Körperform der Keime betrifft, so wird letztere hauptsächlich durch Hydrops der einzelnen Theile bedingt, worauf ich jedoch nicht näher eingehen, sondern nur auf die regelwidrigen Drehungen des Keimes hinweisen werde. Dareste hat einige Keime beschrieben, welche mit ihrer rechten Seite dem Dotter zugekehrt lagen (seine Taf. XI, Fig. 4 u. 6 und Taf. VIII), wobei diese Abnormität bald von einer Inversion des Herzens begleitet wird, bald ohne eine solche auftritt. Wie Dareste, so haben auch vor ihm schon Fol und Warynsky[2] diese Abnormität bei ungleichmäßiger (d. h. einseitiger) Erwärmung erhalten. Bei einer solchen Drehung kann die Allantois links zu liegen kommen, sie kann aber auch auf der rechten Seite liegen bleiben. Eben so hat Dareste auch eine regelwidrige Wendung des Keimes bei dessen normaler Lage (mit der linken Seite dem Dotter zugekehrt) beschrieben; diese Wendung steht augenscheinlich im Zusammenhang mit dem Hydrops.

Unter den von mir erzielten Keimen befanden sich solche, welche keinerlei oder doch nur eine sehr schwache Tendenz zu einer Drehung an den Tag legten (so z. B. Nr. 130, Taf. X, Fig. 16, Kali rhodanatum; Nr. 112, Taf. X, Fig. 9, Chlornatrium u. a. m.); außerdem fanden sich darunter auch solche Keime, welche dem Dotter ihre rechte Seite zuwandten (Nr. 150, Alkohol).

Ein größeres Interesse beanspruchen diejenigen Keime, bei welchen die Drehung keine vollständige ist, sondern nur gewisse Theile des Keimes betrifft. Der hintere Theil des Keimes kann sich auf seine linke Seite drehen, während der Keim selbst dem Dotter mit seiner Bauchseite zugewandt bleibt (Nr. 301, Gipscement; Nr. 311, ungleichmäßige Erwärmung).

Einzelne Keime (Nr. 162 u. Nr. 121 bei Verdünnung des Dotters mit Wasser; Nr. 109, Kali rhodanatum) zeigten ein starke Krümmung des Rumpfes nach der rechten (resp. der ventralen) Seite, gleich dem Keim, welchen Dareste auf Taf. XIV, Fig. 1 abbildet. Bisweilen

---

[1] O. Hertwig, Experimentelle Erzeugung thierischer Missbildungen. Festschrift für Gegenbaur. Leipzig. II. Bd. 1896. p. 87—101. — Gurwitsch, l. c. 1897.

[2] Fol et Warynsky, Recherches expérimentales sur la cause de quelques monstruosités simples etc. Recueil Suisse Zool. 1883. Tome I. p. 20.

erfolgt diese Krümmung im Gebiet der vorderen Extremitäten und die Anlagen dieser letzteren krümmen sich gleichfalls (Nr. 210, Taf X, Fig. 17, Bromlithium); bisweilen verbiegt sich der Rumpf fast unter einem rechten Winkel nach der linken (resp. dorsalen) Seite (Nr. 312, ungleichmäßige Erwärmung). Häufiger trifft man Drehungen des hintersten Körperabschnittes, welcher sich mit seiner rechten Seite dem Dotter zuwendet, während die Allantois dabei links zu liegen kommt (Saccharum uvicum; Nr. 168, Nikotin); bisweilen ist das Hinterende korkzieherartig gewunden (Verdünnung des Eiweißes) oder es biegt scharf nach vorn um (Nr. 229, Taf. XVI, Fig. 60, Alkohol). In diesem letzteren Falle liegt die Chorda im Fortsatz über dem Nervenrohr, welches jedoch nicht bis zum Ende des Fortsatzes reicht.

Ich gehe nunmehr zu dem Wachsthumsstillstand bei den Keimen oder zu der Bildung von Zwergkeimen, sowie zu den Verzögerungen in der Entwicklung über.

Fälle von künstlich hervorgerufenem **Nanismus** wurden schon von Dareste und auch von Anderen (l. c. p. 322) beschrieben. Solche Fälle wurden auch häufig bei Einführung von Substanzen in das Eiweiß beobachtet (Nr. 171 bei Verdünnung des Eiweißes; Nr. 55 Guanin mit Kochsalz; Nr. 165, Taf. XI, Fig. 20, Nikotin; Nr. 151 u. Nr. 229, Alkohol).

Eine allgemeine **Verzögerung** der Entwicklung ist eine sehr gewöhnliche Erscheinung nach Injektionen. Bisweilen trifft die Entwicklungsverzögerung nur das Vorderende (132, Taf. X, Fig. 12, Saccharum uvicum) oder nur das Hinterende (Nr. 88, Taf. XI, Fig. 31, Chlornatrium; vgl. auch die obenerwähnten Fälle von Aufhalten des Verschlusses des Blastoporus). Bisweilen wird das Zurückbleiben des vorderen Abschnittes in der Entwicklung dadurch ausgedrückt, dass derselbe die einem früheren Stadium eigene Wendung beibehält (Nr. 246, Nikotin).

Fälle von Entwicklungshemmung in den **Extremitäten**, oder Ektromelie wurden von Dareste (l. c. p. 419) bei einem Hühnerembryo beobachtet, und zwar in Form von sog. Hemimelie, oder Entwicklungshemmung der distalen Theile der Extremitäten. Ich besaß zwar Keime, welche der Extremitäten vollständig entbehrten, und dies auf einem Stadium, wo solche entwickelt sein mussten, aber diese Keime gehörten verhältnismäßig jungen Stadien an, so dass nicht entschieden werden kann, ob hier die Entwicklung dieser Extremitäten nur aufgehalten worden war, oder aber, ob wir es hier mit einem

vollständigen Fehlen derselben zu thun haben (z. B. Nr. 115, Taf. X, Fig. 6 u. Taf. XII, Fig. 35, Chlornatrium; Nr. 14, Taf. XI, Fig. 19, Nikotin).

Es wurde auch Entwicklungshemmung oder unvollständige Entwicklung der Extremitäten einer Seite beobachtet (Nr. 107, Taf. X, Fig. 14, bei welchem die rechte vordere Extremität gar nicht, die linke hintere nur schwach entwickelt ist; Nr. 106, Taf. X, Fig. 13, bei welchem die linke vordere gar nicht, die linke hintere nur schwach entwickelt ist; Nr. 133, Taf. X, Fig. 15, bei welchem nur das vordere Paar entwickelt ist, obgleich seine Lage in Folge Hydrops eine anormale ist; alle diese drei Keime sind durch Einführung von Saccharum uvicum erzielt worden; Nr. 3bis Taf. XI, Fig. 23, bei welchem nur die Extremitäten der linken Seite entwickelt sind, und zwar die hintere stärker als die vordere, nach Einführung von Gipscement erhalten).

Ich weise ferner auf die Bildung von **Ektodermfalten** längs der Mittellinie hin, deren Entstehung sich nicht erklären lässt. So dringt bei einem Keim (Taf. XV, Fig. 56, Nikotin) eine solche Falte tief in den vorderen Kopfabschnitt ein, indem sie denselben in zwei Lappen theilt (*C*), während eine andere Falte in das Lumen des vor dem Keime liegenden Herzens hereinwächst (*B*). Als eine eben so unverständliche Abnormität muss man die Bildung eines Kanals ansehen, welcher die Oberfläche des Entoderms mit derjenigen des Ektoderms verbindet und das vordere Ende des Nervenrohrs in sich aufnimmt (Nr. 115, Taf. XII, Fig. 35 *C*, Chlornatrium). Man könnte denken diese Öffnung stelle den Neuroporus vor, wenn nicht der Charakter der den Kanal auskleidenden Zellen zu Gunsten ihres entodermalen Ursprungs spräche.

Ich gehe nunmehr zur Besprechung des **Nervensystems** über.

Sowohl Dareste als auch Fol und Warynsky u. Andere hatten bei dem Hühnchen Abnormitäten erhalten, welche in einem Nichtverschließen des Nervenrohrs (Dareste, Fig. 28 u. 29, p. 326), einer Erweiterung seines Lumens, einem Nervenrohr, dessen Höhle ganz oder nur theilweise durch eine Zwischenwand in Abschnitte getrennt war (Dareste, Fig. 31, 32, p. 331) bestanden. Diese Abnormitäten werden von dem letztgenannten Autor als Schritt zur Bildung einer Spina bifida aufgefasst und führen endlich zu einer Anencephalie.

Es wurde ferner eine eigenartige Form von Anomalie beschrieben, die Omphalocephalie, welche von einer Verlagerung des Herzens (Ektopie) begleitet wird.

Lebedeff[1] beschrieb Keime, deren Nervenanlage die Gestalt eines horizontalen Plättchens oder diejenige eines gewölbten und die Seiten des Keimes bedeckenden Plättchens besitzt, wobei dieses Plättchen häufig Falten und Follikel bildet. Die weitere Entwicklung solcher Keime führt seiner Ansicht nach zu Anencephalie, wobei ein Verschluss der Platte nicht stattfindet. Kästner (l. c. 1896, p. 140) beobachtete an Hühnerkeimen, unter der Einwirkung unterbrochener Bebrütung, eine Nervenanlage im Kopf, welche die Gestalt eines horizontalen Plättchens hatte (seine Fig. 1, p. 140), ferner Omphalocephalie und endlich Blastodermscheiben mit deformirten Nervenrohren, welche er mit den Doppelschildern von Panum vergleicht. Derselbe Autor beobachtete auch abnorme Spaltbildungen des Nervenrohrs (seine Fig. 4, p. 143), welche er von den Fällen anormaler Vergrößerung des Canalis neurentericus unterscheidet, wie sie von Kollmann[2] und Richter[3] durch Überhitzung des Brutofens erzielt wurden.

Eben so hat Rabaud[4] Keime beschrieben, deren Nervenplättchen die ganze dorsale Oberfläche einnahm und bisweilen noch vor erfolgtem Verschluss die Augenblasen bildete (seine Fig. 6, 8, 9 vgl. mit meinen Taf. XI, Fig. 28, Taf. XIII, Fig. 45 u. a.). Er hält diese Keime nur für Entwicklungsstadien cyklocephaler Missbildungen, da eine ähnliche Nervenanlage in die röhrenförmige übergehen kann.

Hertwig (l. c. 1896) konstatirte beim Axolotl und beim Frosch[5], das Nichtverschließen des einen oder des anderen Theils des Nervenrohrs oder des ganzen Nervenrohrs unter der Einwirkung von Kochsalz, wobei dieser Vorgang bisweilen von einer Vorstülpung des Rohrs begleitet wird. Hertwig nimmt dabei an, dass das Offenbleiben der Hirnblasen und deren nachfolgende Degeneration zur Anencephalie und Hemicranie führen kann. Genau dieselben Er-

---

[1] Lebedeff, Über die Entstehung der Anencephalie und Spina bifida bei Vögeln und Menschen. Arch. f. Pathol., Anat. u. Physiol. XXXVI. Bd. 1881. p. 263.

[2] Kollmann, Über Spina bifida und Canalis neurentericus. Verh. d. Anat. Gesellschaft. VII. Versamml. 1893. p. 134.

[3] Richter, Über die experimentelle Darstellung der Spina bifida. Anat. Anzeiger 1888. Bd. III.

[4] Rabaud, Recherches embryologiques sur les Cyclocéphaliens. Journ. Anat. et Physiol. 37e Année. 1901.

[5] O. Hertwig, Beiträge zur experimentellen Morphologie und Entwicklungsgeschichte. 1) Die Entwicklung des Froscheies unter dem Einfluss von stärkeren und schwächeren Kochsalzlösungen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIV. 1895. p. 285—344.

scheinungen hat auch Gurwitsch (l. c. 1896) beschrieben, wobei nach seinen Beobachtungen einige Substanzen eine gewisse Specifität der Einwirkung auf das Nichtverschließen bestimmter Portionen der Nervenanlage an den Tag legen.

Gurwitsch beschreibt (l. c. 1896, p. 243) Keime von Fröschen, welche er unter der Einwirkung von Strychnin erhalten hat (Taf. XIV, Fig. 17 und Taf. XV, Fig. 41) und bei welchen »die Medullarplatte ungewöhnlich breit angelegt wurde und trotz der weiteren Differenzirung der Embryonen meist flach ausgebreitet blieb und nur an den Rändern unbedeutende Erhebungen zeigte«.

Eine ähnliche Erscheinung, die jedoch in der Kopfregion auftritt, zeigt ein Keim, welchen Gurwitsch in seiner Fig. 18, Taf. XIV abbildet, und bei welchem die Anlage der Hirnblase abnorm weit der Quere nach ausgedehnt ist. Dieser Keim entwickelte sich unter der Einwirkung von Bromnatrium.

Die von mir an Hühnerkeimen erzielten Abweichungen sind recht verschiedenartiger Natur. Ich erwähne die regelwidrige Krümmung des Nervenrohrs in Gestalt der Ziffer 3 (Nr. 61, Taf. X, Fig. 4, Chlornatrium). Ein Zerreißen des Nervenrohrs in einzelne Theile, begleitet von einer Verlagerung seiner Bestandtheile findet ebenfalls statt. In einem Fall stand diese Durchschnürung im Zusammenhang mit einer Durchschnürung des Keimes durch eine Amnionfalte (Nr. 120, Verdünnung des Eiweißes).

In einem anderen Fall theilte sich die Nervenanlage unter der Einwirkung innerer Kräfte, wahrscheinlich in Folge Drucks seitens der erweiterten Gefäße. So theilte sich die Nervenanlage bei dem Keim Nr. 133 (Taf. XIV, Fig. 46, Saccharum uvicum) in drei Theile: die einzige Augenblase, und noch zwei isolirte Abschnitte, von denen der vordere stark verlagert und in der Entwicklung zurückgeblieben war. Ein anderer Keim (Nr. 170, Taf. XI, Fig. 21, Nikotin) zeigt einen Zerfall der Anlage in zwei Theile, von denen der eine die Gestalt eines breiten Plättchens, der andere die des Nervenrohrs hat. Bisweilen werden durch die Wandungen des Nervenrohrs oder der Nervenrinne auch in das Innere des Lumens gerichtete Falten und Vorsprünge[1] (Nr. 43, Taf. X, Fig. 1, Verdünnung des Eiweißes; Nr. 304,

---

[1] Dabei habe ich jedoch nie eine vollständige Theilung des Rohrlumens beobachten können, wie sie von Dareste beschrieben wird, welcher aber keine Schnitte durch solche Rohre abbildet; eben so wenig kann ich sagen, ob diese Einstülpungen zu einer Zweitheilung des Rohres auf eine gewisse Strecke hin führen können.

Gipscement; Nr. 350, Taf. XVI, Fig. 68, bei normalen Bedingungen) oder hohle blinde Auswüchse und Fortsätze beobachtet (Nr. 133, Saccharum uvicum, und Nr. 115, Taf. XII, Fig. 35, Chlornatrium; Nr. 3bis, Taf. XVI, Fig. 61 Gipscement). In gewissen Fällen scheinen sich diese Fortsätze auch von dem Nervenrohr isoliren zu können (Nr. 3, Taf. XIII, Fig. 43, Chlornatrium). Bisweilen springt ein massiver Fortsatz in das Innere des Rohrs vor (Nr. 55, Guanin + Chlornatrium).

Sehr häufig beobachtet man eine Erweiterung des Lumens in verschiedenen Abschnitten des Nervenrohrs in Folge Ansammlung von Flüssigkeit innerhalb desselben (Hydromyelie). Diese Erweiterung wird bisweilen begleitet von einer starken Verdünnung eines Theils der Wandungen des Nervenrohrs (besonders häufig bei Verdünnung des Eiweißes, Nr. 197, Nr. 171, eben so bei Verminderung des Eiweißgehalts; ferner Nr. 130, Taf. X, Fig. 16, Jodkalium; Nr. 3bis, Taf. XVI, Fig. 61, Gipscement etc.). Die erwähnte Erweiterung ist naturgemäß auch mit einer Formveränderung des Lumens verbunden, eben so kann die Bildung von Falten an den Rohrwänden vielleicht durch die Ungleichmäßigkeit der Erweiterung erklärt werden. Dareste spricht zur Erklärung für die Bildung der Spina bifida und der Anencephalie die Annahme aus (l. c. p. 330 u. 386), dass bei spätem Verschluss des Nervenrohrs auch das einfache Ektoderm mit in dessen Bestand hereingezogen werden kann, welches dann eben die dünne leicht zerreißbare Rückenwand des Nervenrohrs bildet. Ein derartiger Verschluss kommt, wie es scheint, in der That vor, wie man auf Grund meiner Fig. 44 *E*, Taf. XIV (Nr. 106, Saccharum uvicum) annehmen muss. Im Allgemeinen aber werden die Wände des Nervenrohrs bei embryonaler Hydromyelie bisweilen derartig dünn, dass sie auf die Stufe einer Schicht ziemlich flacher leicht zerreißbarer Zellen zurückgeführt werden; übrigens scheinen diese Fälle in keinem Zusammenhang zu den erwähnten Missbildungen zu stehen.

Zu erwähnen ist die bei dem Keim Nr. 14 (Taf. XV, Fig. 55 *D*, *E*, Nikotin) beobachtete Viertheilung des Lumens des Nervenrohrs in dessen hinterem Abschnitte. Eine gleiche Erscheinung wurde von Kolster[1] als normales Vorkommnis für die Keime von Möven beschrieben, doch vergleicht Kolster diese Erscheinungen mit der Hydromyelie und der Syringomyelie[2]. Selbstverständlich wird eine solche Theilung durch die Vermehrung der inneren Zellen des Rohrs

[1] Kolster, Über Höhlenbildungen im Rückenmark von Embryonen von Sterna hirundo und Larus canus. Anat. Anz. Bd. XV. 1899. p. 342—345.

[2] Ziegler, Lehrbuch der pathologischen Anatomie. 1895. p. 288.

hervorgerufen, welche dessen Lumen anfüllen. Analog mit den Beobachtungen Kästner's (l. c. p. 1896) habe auch ich eine Spalte in der unteren Wand des Nervenrohrs beobachtet (Nr. 3, Taf. XIII, Fig. 43 *D*, Chlornatrium), eben so einen Fall von fehlender oberer Wand im Gehirn (Fig. 43 *C*), doch können diese Defekte vielleicht als Resultat der Degeneration der Nervenrohrwände gedeutet werden.

Außerdem wurde ein Hereinbiegen der Rückennaht in die Höhlung des Nervenrohrs (Nr. 85, Taf. XIV, Fig. 49, Manganum sulfuratum) und ein Herabsinken der Ganglienleiste in das Lumen des Rohrs beobachtet (Nr. 7, Taf. XIV, Fig. 45 *F*, Saccharum uvicum; Nr. 302, Taf. XVI, Fig. 62 *C*, Gipscement).

Das Nervenrohr kann endlich stark seitlich komprimirt und in dorso-ventraler Richtung ausgezogen werden, und zwar durch die Wirkung der Erweiterung der Gefäße, d. h. des Hydrops (Nr. 25, Taf. XI, Fig. 25, Verdünnung des Dotters), was auch schon Kästner beobachtet hat (l. c. 2896 p. 141), welcher ein Zusammendrücken der Somiten konstatirte, wobei er sagt, dass diese Organe »vollständig zerquetscht sein können«.

Von Interesse ist auch eine Erscheinung, welche als partieller Verschluss des Nervenrohrs bezeichnet werden kann. In einem Fall (Nr. 115, Taf. XII, Fig. 35 *G*, Chlornatrium) war im hinteren Abschnitt des Keimes die Nervenanlage einerseits durch das Nervenrohr, andererseits durch die über ihm liegende, noch offene Nervenrinne repräsentirt. In einem anderen Fall (Nr. 35, Taf. XIII, Fig. 39 *A*, Chlornatrium) wird die Nervenanlage durch die an der Oberfläche verbliebene Nervenplatte und eine innere Blase vertreten, zwischen welchen im hinteren Theil des Keimes eine Verbindung bestehen blieb. Zu dieser Erscheinung kehren wir später nochmals zurück.

Das Nichtverschließen des Nervenrohrs ist wohl die am häufigsten beobachtete Abnormität. Ein Nichtverschließen der Rückenmarkanlage auf ihrer gesammten Ausdehnung bei gleichzeitigem Verschluss des vorderen Abschnittes der Nervenanlage wurde bei dem Keim Nr. 171 (Verdünnung des Eiweißes) und bei dem Keim Nr. 25 (Taf. XI, Fig. 25, Entfernung eines Theils des Eiweißes) beobachtet, wobei die Anlage im Bereich des Halses die Gestalt eines horizontalen Plättchens hatte. Bei dem Keim Nr. 101 (Chlorhydrat) und eben so bei dem unter natürlichen Bedingungen entwickelten Keim Nr. 350 (Taf. XVI, Fig. 68) blieb das Nervenrohr in seinem vorderen Abschnitt offen, während es hinten geschlossen war; dabei hatte die Anlage in letzterem Fall im hinteren Theil des Kopfes die Gestalt

eines Plättchens, vorn dagegen diejenige einer unregelmäßig gefalteten Rinne. Eine sowohl im Kopf- wie auch im Rumpfabschnitt unverschlossene Nervenanlage ist charakteristisch für den Keim Nr. 235 (Taf. XI, Fig. 28, Verminderung des Eiweißquantum), wobei die Anlage im hinteren Kopfabschnitt die Gestalt eines horizontalen Plättchens hat; ferner für die Keime Nr. 278 bis (Guanin) und Nr. 57 (Taf. XII, Fig. 36, Chlornatrium), bei welchen die Nervenanlage im Kopf die Gestalt einer Rinne, im Rumpf diejenige eines horizontalen Plättchens hat.

Eine im mittleren Abschnitt unverschlossene, vorn und hinten dagegen verschlossene Nervenanlage wurde bei den Keimen Nr. 165 (Taf. XV, Fig. 56 *D*, Nikotin), Nr. 302 u. Nr. 301 (Taf. XVI, Fig. 62, Gipscement) beobachtet, wobei die Nervenanlage bald in der Nackenregion, bald im vorderen Rumpfabschnitt die Gestalt eines horizontalen Plättchens hat. Nur in der Nackenregion bleibt die Nervenanlage unverschlossen bei dem Keim Nr. 304 (Gipscement).

Schon bei vielen der oben angeführten Beispiele zeigte ein Theil der Nervenanlage die Gestalt eines horizontalen Plättchens. Es wurden Keime beobachtet, bei welchen fast die ganze Anlage die Gestalt einer solchen Platte hat, z. B. der Keim Nr. 88 (Taf. XI, Fig. 31, Chlornatrium), bei welchem nur der vordere Theil der Anlage vertieft war und die Augenblasen bildet, sowie die Keime Nr. 6 (Taf. XII, Fig. 34, Chlornatrium) und Nr. 131 (Taf. XV, Fig. 50, Jodkalium).

Eine eigenartige Gestalt besitzt die Nervenanlage des Keimes Nr. 14 (Taf. XV, Fig. 55, Nikotin): im hinteren Abschnitt ist die Anlage geschlossen, in der Mitte und vorn dagegen hat sie die Gestalt eines Plättchens, doch hat sich ein Theil der Anlage im Kopf vertieft und eine Rinne gebildet, welche seitlich komprimirt ist (in Folge der Erweiterung der Gefäße) und sich in Gestalt einer kurzen, ebenfalls komprimirten Röhre nach hinten eine Strecke weit fortsetzt.

Eine Eigenthümlichkeit vieler plattenförmiger Anlagenformen besteht darin, dass ihre Ränder entweder leicht nach oben gebogen sind (Taf. XI, Fig. 28; Taf. XIII, Fig. 42; Taf. XV, Fig. 56 *D*), oder dass das Ektoderm unter die Ränder der Platte umgeschlagen ist, wie dies bei einigen Entwicklungsstadien der Selachier beobachtet wurde (Taf. XII, Fig. 36 *E*; Taf. XVI, Fig. 68 *D* u. *E*).

Eben so hat sowohl die plattenartige wie auch die rinnenartige Form häufig die Tendenz Falten und Vorsprünge, welche keinerlei morphologische Bedeutung haben, oder Follikel der Nervensubstanz

zu bilden (Taf. XIII, Fig. 42; Taf. XV, Fig. 55), was auf eine erhöhte Wucherung der Anlage in der Querrichtung hindeutet.

Bisweilen ist die Wucherung der Nervenanlage eine so starke, dass letztere sich über die Seiten des Keimes auszubreiten beginnt, und die Nervenplatte im Allgemeinen eine nach außen gewölbte Gestalt annimmt, was sie aber nicht daran hindert Krümmungen und Vorsprünge zu bilden, wie dies bei dem Keim Nr. 38 (Taf. XII, Fig 33, Chlornatrium) der Fall ist.

In viel stärkerem Grade ist diese Eigenthümlichkeit jedoch bei dem Keim Nr. 107 (Taf. XIV, Fig. 45, Saccharum uvicum) ausgebildet, und bei diesem Keim geht die Nervenanlage erst im allerhintersten Abschnitt in eine Rinne und schließlich in ein Rohr über. Die Nervenplatte hat im vorderen Theil dieses Keimes eine ungeheure Ausdehnung. Eben so hat auch die Nervenanlage im vorderen Theil des Keimes Nr. 106 (Taf. XIII, Fig. 44, Saccharum uvicum) eine enorme Ausdehnung. Einzelne von den Falten und Vorsprüngen dieser Nervenanlagen haben augenscheinlich eine morphologische Bedeutung, andere dagegen nicht und stellen vielmehr, eben so wie die bei denselben Keimen beobachteten Follikel, das Resultat einer verstärkten Wucherung der Anlage in der Querrichtung vor (siehe Rabaud, l. c. 1901, p. 584).

Außer horizontalen Platten trifft man bisweilen auch nach außen gewölbte Platten wie z. B. in der Rumpfregion des Keimes Nr. 307 (Taf. XVI, Fig. 65, Gipscement), wobei die Nervenanlage im Kopf die Gestalt einer geschlossenen Röhre besitzt. Die allermerkwürdigste Abnormität in dieser Richtung zeigt jedoch der Keim Nr. 282 (Taf. XI, Fig. 27, Verminderung des Eiweißgehaltes), bei welchem die Nervenanlage im hinteren Theil die Gestalt einer Platte, im vorderen die einer geschlossenen, aber über dem Ektoderm des Keimes liegenden und demnach verkehrt verschlossenen Röhre hat. Dieser Verschluss ist in Folge Anwachsens des Ektoderms erfolgt, so dass der mediane Theil der unteren Wand des Rohrs von dem Ektoderm gebildet wird; doch haben wir gesehen, dass das Ektoderm auch bei dem Verschluss in normaler Lage (und nicht verkehrt) bisweilen am Verschließen des Nervenrohrs Antheil nehmen kann, und in diesem Falle die obere Wand des unter dem Ektoderm gelegenen Rohrs bildet. Jedenfalls biegen sich bei diesem Heranwachsen des Ektoderms auch die Seitentheile der Nervenanlage nach unten um, so dass die seitlichen Partien der unteren Wand eines solchen gewendeten Rohrs nicht durch das Ektoderm sondern durch das vielschichtige Gewebe der Nervenanlage

gebildet werden. Wir haben es demnach in diesem Falle mit einem thatsächlichen Wenden des Nervenrohrs (mit der inneren Seite nach außen) zu thun.

Zur Bezeichnung derjenigen Anomalien, welche nicht nur von einem Nichtverschließen, sondern auch von einer Veränderung in der Gestalt der Nervenanlage in einer mehr oder weniger beträchtlichen Ausdehnung begleitet sind, wende ich die Benennung Exoneurula an; dabei unterscheide ich diejenigen Fälle, wo die Nervenanlage die Gestalt einer horizontalen Platte hat, als Exoneurula α, diejenigen mit nach außen gewölbter und die Seiten des Keimes bedeckenden Anlage als Exoneurula β, und diejenigen endlich, wo ein außenliegendes Nervenrohr vorhanden ist, als Exoneurula γ. HERTWIG hat vollständig recht, wenn er die von ihm bei Amphibien erzielte Exoneurula β mit der Exogastrula der Echiniden vergleicht. Ich erinnere an das Umwenden der Otocysten, welches ich im ersten Theil dieser Arbeit beschrieben habe. Diese Anomalien gestatten uns, ein Bild von dem Mechanismus des normalen Verschlusses des Nervenrohrs zu entwerfen.

HERTWIG (l. c. 1896, p. 101) kommt zu folgendem Schluss: »die in Umwandlung zu Ganglienzellen begriffenen Theile des äußeren Keimblattes werden durch den chemischen Eingriff geschädigt«. Wir können in dieser Hinsicht noch weiter schließen: Die außerordentliche Wucherung der Nervenanlage kann die Wirkung verschiedener Lösungen, am stärksten aber diejenige des Traubenzuckers zum Stimulum haben. Selbstverständlich ist der Process der Verwandlung des Ektoderms in die Nervenanlage an und für sich eine ererbte Eigenschaft, allein seine Abhängigkeit von einem chemischen Stimulum ist äußerst wahrscheinlich.

Was ferner die Einstülpung des Nervenrohrs (nach innen) statt dessen Ausstülpung (nach außen) betrifft, so hängt dieser Process wahrscheinlich von osmotischen Bedingungen ab, und eine Störung dieser Bedingungen z. B. durch Verminderung des Eiweißgehaltes, wobei der Keim entblößt wird, führt einen verkehrten Verschluss des Nervenrohrs herbei, in derselben Weise wie auch die Lithiumsalze, und anormale Temperatur bei den Echiniden Bildung einer Exogastrula bedingen, und eben so die Lithiumsalze bei den Cephalopoden eine Ausstülpung der Otocysten nach außen.

Diese Veränderung zeigt aber, dass nur die Ein- oder Ausstülpung des Nervenrohrs (nach innen oder nach außen) durch osmotische Erscheinungen bestimmt wird, der Process der Näherung der Ränder des

Nervenrohrs aber wahrscheinlich durch mechanische Bedingungen des Wachsthums hervorgerufen wird.

Eine gleichzeitige Wucherung der Nervenanlage und des Rückenektoderms bei bestimmten osmotischen Bedingungen muss unvermeidlich eine Einstülpung des einen oder des anderen Theils nach sich ziehen. Stößt diese Einstülpung jedoch auf einen Widerstand, so können sich die Ränder der Anlage dennoch nach innen umbiegen (Taf. XI, Fig. 28 *C*; Taf. XII, Fig. 33 *A*; Taf. XIII, Fig. 42), oder aber das Ektoderm schlägt sich unter die Ränder der Anlage um und kann sogar einen verkehrten Verschluss des Nervenrohrs hervorrufen (Taf. XI, Fig. 27; Taf. XII, Fig. 36 *E*; Taf. XVI, Fig. 68 *D* u. *E*); endlich kann es zur Bildung von Falten und Follikeln der Nervensubstanz kommen (Taf. XIII, Fig. 42; Taf. XIV, Fig. 45).

Was die Hindernisse betrifft, welche die Einstülpung des Nervenrohrs verhindern können, so halte ich die frühzeitige Erweiterung der Gefäße, d. h. Hydrops, für die häufigste Erscheinung. Bei der ungeheuren Mehrheit aller Fälle wird das plattenförmige Auftreten der Nervenanlage von einer Erweiterung der hauptsächlichsten Gefäße begleitet (Taf. XI, Fig. 28; Taf. XII, Fig. 34; Taf. XIII, Fig. 42; Taf. XV, Fig. 55). Zu Gunsten dieser Voraussetzung spricht auch der Keim Nr. 14 (Nikotin, Taf. XV, Fig. 55), bei welchem nur die Gefäße des Kopfes erweitert sind und nur der Kopfabschnitt der Nervenanlage nicht eingestülpt erscheint, während die Nervenanlage im Rumpfabschnitt, wo die Gefäße nicht erweitert sind, eine röhrenförmige Gestalt hat. Natürlich kann der Process der Erweiterung von Gefäßen auch nach dem Verschluss des gesammten Nervenrohrs oder einzelner Theile desselben zur höchsten Entwicklung gelangen, und führt dann zu einer Komprimirung (Taf. XI, Fig. 26) oder sogar zu einem Zerreißen des Nervenrohrs. Dass diese Ursache nicht die einzige ist, wird durch einige Fälle von Exoneurula α und β ohne gleichzeitig auftretenden Hydrops bewiesen (Taf. XII, Fig. 36 *E*; Taf. XV, Fig. 50; Taf. XVI, Fig. 68).

Der Process der Bildung des Nervenrohrs ist demnach eine komplicirte Erscheinung, welche sowohl durch chemische (Wucherung der Nervenplatte), als auch osmotische (Richtung der Wölbung) und mechanische (die Einstülpung selbst) Ursachen hervorgerufen wird.

Geht die Berührung beider Ränder der Nervenrinne früher vor sich, als letztere sich in die Tiefe versenkt hat, so kann ein Theil der Nervenanlage an der Oberfläche bleiben und es resultirt der oben beschriebene partielle Verschluss (Taf. XII, Fig. 35 und Taf. XIII, Fig. 39).

Wenn der Wucherungsprocess der Nervenanlage im Vergleich zur Wucherung des Rückenektoderms verzögert wird, so rollt sich letzteres nach innen ein und bildet die dünne obere Wand des Nervenrohrs (Taf. XIV, Fig. 44 *E*). Es drängt sich noch die Frage auf, ob die Exoneurulae zu der Form eines im Inneren des Keimes geschlossenen Nervenrohrs übergehen können? Nach den Beobachtungen Rabaud's (seine Fig. 7, p. 385, l. c. 1901) zu urtheilen, können dies einige Exoneurulae, wahrscheinlich bei Abnahme des Hydrops; ich glaube aber nicht, dass ein derartiger Verschluss bei solchen Exoneurulae möglich ist, bei welchen sich die Nervenanlage sehr weit über die Seitentheile des Keimes verbreitet hat, oder bei welchen das der Nervenanlage benachbarte Ektoderm sich schon unter den Keim herumgebogen hat, mit anderen Worten, bei welchen ein Anfang verkehrten Verschlusses angedeutet ist. Wir werden es demnach in ersterem Falle mit Cyclocephalie, in letzterem mit Anencephalie zu thun haben.

Was die Bildung von Falten und Verzweigungen des Nervenrohrs betrifft, so muss man annehmen, dass sie im Zusammenhang steht mit der Anhäufung cerebrospinaler Flüssigkeit in der Höhle des Nervenrohrs, doch müssen natürlich noch andere Bedingungen vorhanden sein, welche das ungleichmäßige Wachsthum der einzelnen Abschnitte des Nervenrohrs bedingen.

Wir haben bereits gesehen, dass sich in einzelnen Fällen keine Hirnblasen bilden. Das Nervenrohr kann vorn mit einer unregelmäßigen Erweiterung endigen (Nr. 36, Verdünnung des Eiweißes) oder diese Erweiterung erscheint seitlich komprimirt und endet mit einem kleinen im Querschnitt runden und mit schmalem Lumen versehenen Endstück (Nr. 25, Verminderung des Eiweißgehaltes), endlich kann die erwähnte Erweiterung mit dem entodermalen (?) Kanal in Verbindung stehen (Nr. 115, Taf. XII, Fig. 35, Chlornatrium). In allen diesen Fällen kommt es nicht zur Bildung von Augenblasen, eben so fehlen die Linsen.

In anderen Fällen bildet das Vorderende nicht einmal eine Erweiterung, so z. B. bei Nr. 46 (Taf. XIV, Fig. 46, Saccharum uvicum), bei welchem eine Augenblase und eine Linse vorhanden waren und der vordere abgesonderte Bezirk die Gestalt einer Röhre hatte, deren Durchmesser geringer war als derjenige des übrigen Nervenrohrs; eben so hatte auch der vordere Theil der Nervenanlage bei Nr. 301 (Gipscement) die Form eines schmalen, am Ende nach unten umgebogenen Rohrs; bei Nr. 151 (Taf. XI, Fig. 22, Alkohol) bemerkt man

ebenfalls nur eine allmähliche Erweiterung des Vorderendes des Nervenrohrs. Bei dem umgewendeten Rohr Nr. 282 (Taf. XI, Fig. 27 und Taf. XI, Fig. 2, Verminderung des Eiweißgehalts) ist keine Andeutung einer Bildung von Hirnblasen vorhanden. Es wurde eine regelwidrige Gestalt der Hirnblasen (Nr. 171, Verdünnung des Eiweißes) oder eine vollständig anormale Gestalt derselben beobachtet (Nr. 3, Taf. XIII, Fig. 43, Chlornatrium), bisweilen sogar ein vollständig deformirter Hirntheil, wie z. B. bei den Keimen Nr. 106 u. 107 (Taf. XIII, Fig. 44 u. Taf. XIV, Fig. 45, Saccharum uvicum).

Es erweist sich demnach, dass recht verschiedenartige Substanzen, und darunter auch Saccharum uvicum, die Fähigkeit besitzen, die Bildung der Hirnblasen zu unterdrücken oder deren Deformation hervorzurufen. Ich vermuthe, dass verschiedene derartige Keime bei weiterer Entwicklung Abnormitäten von der Art der Acephalie ergeben könnten.

Dareste und Kästner (l. c. 1896, p. 141) sowie Rabaud[1] erzielten bei dem Hühnchen die Erscheinung der **Omphalocephalie.** Vergleiche ich die Omphalocephalie mit den von mir bei dem Keim Nr. 311 (Taf. XI, Fig. 24; Taf. XVI, Fig. 66 u. 67, ungleichmäßige Erwärmung) erzielten Abweichungen, so finde ich einige gemeinsame Züge: erstens die Umbiegung des Kopfendes der Nervenanlage zum Nabel und zweitens die Verlagerung des Herzens nach vorn; gleichzeitig bestehen aber auch gewisse Unterschiede: nach den Angaben von Dareste (p. 365) findet sich bei omphalocephalen Keimen überhaupt kein Pharynx, Rabaud dagegen beschreibt bei omphalocephalen Keimen die Anlage eines Pharynx und ein solcher ist auch bei dem von mir erhaltenen Keim zur Entwicklung gelangt, doch hat derselbe noch eine stark entwickelte vordere ektodermale Falte, welche bei den typischen omphalocephalen Keimen augenscheinlich nicht zum Ausdruck kommt.

Rabaud bemerkt vollständig richtig, es sei nicht nothwendig zur Erklärung dieser Anomalie vorauszusetzen, dass sich beide Hälften des Herzens über dem eingebogenen Kopf vereinigt hätten, wie dies von Dareste angenommen wurde. Wir werden sehen, dass Fälle von derartiger Ektopie auch bei fehlender Omphalocephalie nicht selten sind.

Weiter oben ist erklärt worden, dass als sichtbare Ursache einer

---

[1] Rabaud, Essai de Tératologie. Embryologie des Poulets Omphalocéphales. Journ. Anat. Physiol. 34e Année. 1898.

so starken Umbiegung im gegebenen Falle die außerordentliche Tiefe der gewöhnlichen Ektodermfalte anzusehen ist, welche sich nicht zwischen Pharynx und Blastodermscheibe, sondern zwischen Pharynx und Nervenrohr eingeschoben und das Ektoderm nebst den Gehörblasen mit sich gezogen hat.

Ein so starkes Hereinwachsen der genannten Falte kann dadurch erklärt werden, dass dieselbe bei normalem Wachsthume unterwegs auf das in der Entwicklung begriffene Herz stößt, was bei der Verlagerung der Falte nicht der Fall ist, so dass die Falte widerstandslos weiterwachsen kann.

Dieses Hindernis kann natürlich auch nicht von grob mechanischer, sondern muss von tropischer Natur sein. Man muss unterscheiden zwischen dem verstärkten Hereinwachsen der vorderen Ektodermfalte, welches eine Verlagerung der Organe in den benachbarten Bezirken zur Folge hat und einer einfachen Wucherung ihres Hinterendes unter das Entoderm, wie ich es bei dem Keim Nr. 350 (Taf. XVI, Fig. 68 *D*, *E*), welcher sich ohne Injektion entwickelte, beobachtet habe; diese letztere Erscheinung braucht von keiner Verlagerung irgend welcher Theile begleitet zu sein.

Einen Schritt zur Omphalocephalie zeigt augenscheinlich der Keim Nr. 55 (Taf. XI, Fig. 25 und Taf. XV, Fig. 59, Guanin + Chlornatrium), bei welchem das Nervenrohr in der Nackenregion stark gebogen ist, und das Herz vor dem Kopfe liegt, jedoch ein wohlentwickelter Pharynx mit Kiemenspalten und Riechgruben vorhanden ist; der Pharynx hat die Gestalt eines hinten geschlossenen Trichters, die Ektodermfalte aber fehlt vollständig.

Meiner Ansicht nach muss die Ursache der Omphalocephalie in der Ektopie des Herzens gesucht werden und eben so in dem Umstande, dass der Keim, oder wenigstens dessen vorderer Theil, dem Dotter mit seiner Bauchseite zugewendet bleibt. Während das Nervenrohr mit seinem vorderen Ende nach unten umzubiegen beginnt, eben so, wie dies auch bei der normalen Lage der Organe der Fall ist, geht diese Krümmung viel weiter als unter normalen Verhältnissen.

Bisweilen liegt eine Ursache vor, welche das erwähnte Umbiegen noch weiter gehen lässt, und zwar eine verstärkte Entwicklung der ektodermalen Falte; bisweilen aber geht das verstärkte Umbiegen augenscheinlich nur aus dem Grunde vor sich, weil dasselbe, nachdem es einmal begonnen hat, auf keinen Widerstand seitens der inneren Organe des Keimes stößt. Bei normaler Lage des Herzens

könnte dasselbe einen solchen Widerstand leisten, allein es ist hier nach vorn verlagert.

Rabaud hat vollständig Recht, indem er sagt, dass, wenn die unmittelbare mechanische Wirkung in den Versuchen von Fol und Warynsky eine Omphalocephalie hervorrief, dieser Umstand noch nicht besagt, dass diese Erscheinung immer das unmittelbare Resultat eines auf das Nervenrohr ausgeübten Druckes sein muss. Die von Rabaud (l. c. 1898) unter dem Namen Ektrosomie und Plagiencephalie beschriebenen Anomalien habe ich nicht beobachtet; dagegen habe ich das von diesem Forscher unter dem Namen Ourentérie[1] mitgetheilte Umbiegen des hinteren Endes des Nervenrohrs nach unten ebenfalls gesehen (Nr. 3, Taf. XIII, Fig. 43 *G*, Chlornatrium), eben so eine Hemmung in der Entwicklung des Hinterendes des Nervenrohrs (Nr. 33, Saccharum uvicum).

Die Mehrzahl der oben beschriebenen Fälle von Entwicklungshemmung der Hirnblasen wird von einer Entwicklungshemmung der **Sinnesorgane** begleitet (Nr. 32 und 36, Verdünnung des Eiweißes; Nr. 115, Taf. XII, Fig. 35, Chlornatrium; Nr. 25, Taf. XI, Fig. 28, Verminderung des Eiweißgehaltes; Nr. 302, Taf. XVI, Fig. 62, Gipscement; Nr. 350, Taf. XVI, Fig. 68, unter normalen Bedingungen).

Die Entwicklungshemmung der Riech- und Augenblasen bei gleichzeitiger vollständiger Entwicklnng der Hörblasen ist mit dem Namen **Triocephalie** bezeichnet worden und solche Keime wurden von Dareste beschrieben (seine Taf. IX, Fig. 6 und 7, p. 370). Zu solchen Keimen gehört auch Nr. 14 (Taf. XV, Fig. 55 und Taf. XI, Fig. 19, Nikotin) und Nr. 3 (Taf. XIII, Fig. 43 *C*, Chlornatrium), bei welchen nur die rechte Hörblase angelegt ist.

Eine eigenartige Anomalie zeigt der Keim Nr. 151 (Taf. XI, Fig. 22), bei welchem die Augen und Hörblasen fehlen, während augenscheinlich zwei asymmetrisch gelegene Riechgruben vorhanden waren.

Eine sehr richtige Auffassung der Entwicklung der **Linse** wurde von Herbst ausgesprochen, welcher vermuthet, dass die Entstehung derselben unter der Einwirkung eines Reizes vor sich geht, welcher durch die Berührung der Augenblase mit dem Ektoderm hervorgerufen wird[2]. Ich hatte Gelegenheit einige Fälle zu beobachten, wo die Linsen fehlten, trotzdem die Augenblasen vorhanden waren,

---

[1] Rabaud, Étude embryologique de l'ourentérie et de la cordentérie etc. Journ. Anat. Physiol. Paris. 36e Année. 1900.

[2] C. Herbst, Formative Reize in der thierischen Ontogenese. Leipzig 1901.

doch muss man annehmen, dass diese Blasen in Folge von Hydrops oder aus anderen Ursachen nicht bis zu dem Ektoderm heranreichten (Nr. 38, Taf. XII, Fig. 33 *A*, Chlornatrium; wahrscheinlich auch Nr. 165, Taf. XV, Fig. 56, Nikotin; Nr. 311, Taf. XVI, Fig. 66, ungleichmäßige Erwärmung; Nr. 55, Taf. XVI, Fig. 59 *C*, Guanin + Chlornatrium). Die Hörblasen können dabei gut entwickelt sein und bei weiterer Entwicklung dieser Keime hätte Triocephalie eintreten können.

Ohne der von Herbst angeführten Abhängigkeit der Entwicklung der Linse von den primären Augenblasen entgegentreten zu wollen, möchte ich auf den anormalen Keim Nr. 88 (Taf. XI, Fig. 31, Chlornatrium) hinweisen, bei welchem die Augenblasen augenscheinlich deutlich ausgesprochen sind und sogar dem Ektoderm anliegen, aber dennoch keine Linse gebildet hatten. Dieser Keim hatte jedoch eine ganz eigenartige Gestalt und man kann zur Erklärung des Fehlens der Linsen bei diesem Keime die Möglichkeit zulassen, dass nur ein bestimmter Bezirk des Ektoderms in bestimmter Weise auf die Berührung mit der Augenblase reagirt, während hier in Folge der Verlagerung sämmtlicher Organe die Berührung außerhalb dieses Bezirkes vor sich gehen konnte. Die Herbst'sche Annahme wird auch durch den Umstand bestätigt, dass bei Entwicklung der Augenblase der einen Seite oder bei Degeneration der einen von den Augenblasen, die Entwicklung der Linse nur auf der entsprechenden Seite vor sich geht (Nr. 133, Taf. XIV, Fig. 46, Saccharum uvicum; Nr. 43, Taf. X, Fig. 1, Verdünnung des Eiweißes). In dem ersten Falle (Nr. 133) hatte sich die Augenanlage von der Nervenanlage losgerissen und hatte fortgefahren sich zu entwickeln.

Bei dem Keim Nr. 107 (Taf. XIV, Fig. 45, Saccharum uvicum) hat sich nur die rechte, zu unverhältnismäßiger Größe angewachsene Augenblase dem Ektoderm genähert und es hat sich nur die Anlage der rechten Linse entwickelt. Diese Anlage hat eine ungeheure Ausdehnung. Dieser Umstand kann auf zweierlei Weise erklärt werden: entweder wird die Entwicklung der Linse in einer so mächtigen Ausdehnung dadurch bedingt, dass die ihr entsprechende, durch Wucherung ungeheuer vergrößerte Augenblase anfänglich dem Ektoderm in einer beträchtlichen Ausdehnung anlag, oder aber die Wucherung der Linse hat die Wirkung der Zuckerlösung zum unmittelbaren Stimulum, welche eine Wucherung der Nervenanlage, der primären Augenblasen und der Hörblasen hervorruft (Nr. 107, Fig. 45 *D* und Nr. 106, Fig. 44 *B*). Letztere Voraussetzung scheint mir mehr

Anspruch auf Richtigkeit machen zu können. Dieselben Keime Nr. 106 und 107, sowie die Keime Nr. 3 (Fig. 43 *C*) und Nr. 14, (Taf. XIV, Fig. 45) haben die Hörblase nur auf einer Seite entwickelt, allein man darf diese Fälle nicht mit der Degeneration der einen Hörblase verwechseln. Wenn die Auffassung Rabaud's (l. c. 1901) von der Entstehung der Cyklopie richtig ist, so können sich diejenigen Keime, welche eine Exoneurula in schwächerem Grade darbieten, bei Entwicklungshemmung einer Augenblase zu Cyklopen entwickeln.

Eben so trägt die Wucherung der Anlagen der Sinnesorgane unter der Einwirkung von Zuckerlösungen einen ganz anderen Charakter, als deren Ausbreitung, welche gewöhnlich von einem Dünnerwerden ihrer Wände begleitet und durch Ansammlung von Flüssigkeit in ihrem Inneren hervorgerufen ist, eine Erscheinung, wie sie bei Verdünnung und Verminderung des Eiweißes beobachtet wird. In letzterem Fall wird die obere Wand der Hörblasen dünner. Dasselbe Verhalten kann man auch bei dem Dünnerwerden der Wände des Nervenrohrs beobachten: es werden gewöhnlich die nach oben gerichteten Theile dünner (der Rückentheil oder die rechte Seite). Bei einer Erweiterung der Linsenhöhle geht nicht einmal bei viertägigen Keimen eine Verdickung der inneren Linsenwand vor sich. Eben so kann bisweilen eine starke Erweiterung der Höhle der primären Augenblase im Gebiete der Iris beobachtet werden. Das Fehlen einer Verdickung der Linsenwände bei einer Überfüllung der Linse mit Flüssigkeit deutet darauf hin, dass auch dieser Process zum Theil durch osmotische Erscheinungen bedingt ist, durch deren Störung der Process selbst unterdrückt wird. Rechnen wir hierzu noch die Formveränderung der Hörblasen sowie der primären Augenblasen unter der Einwirkung der Gefäßerweiterungen (Nr. 3bis, Taf. XI, Fig. 23, Gipscement) und die Verlagerung der Hörblasen bei der Wucherung der Nervenanlage (Nr. 107, Taf. XIV, Fig. 45 *C*, Saccharum uvicum) sowie bei starker Entwicklung der vorderen ektodermalen Falte (Nr. 311, Taf. XVI, Fig. 66 *B*), so sind damit die wesentlichsten Abnormitäten der Sinnesorgane erschöpft.

Wir wenden uns nunmehr zu den **Derivaten des Mesoderms.**

Eine sehr gewöhnliche Erscheinung ist die Erweiterung der **primären Leibeshöhle**, welche besonders häufig im hinteren Abschnitt des Keimes beobachtet wird (bei Verdünnung des Eiweißes; Nr. 282, Taf. XI, Fig. 27 *C*, Entfernung eines Theiles des Eiweißes; Nr. 88, Taf. XI, Fig. 31, Chlornatrium; Nr. 130, Taf. XIV, Fig. 48, Jodkalium; Nr. 165 und 14, Nikotin; Nr. 232, Guanin und Nr. 307, Taf. XVI,

Fig. 65, Gipscement). In allen diesen Fällen geht die Erweiterung der primären Höhle in Folge eines Wachsthumsstillstandes des Mesoderms bei gleichzeitig fortgesetztem Wachsthum des Ektoderms vor sich.

Eine Ansammlung von Flüssigkeit in der Höhle der **Somiten** führt zu einer Erweiterung dieser Höhle (bei Verdünnung des Eiweißes und Verminderung seines Quantums, Nr. 282, Taf. XI, Fig. 27 *C*), wobei bisweilen eine Verbindung der Somitenhöhlen mit dem Cölom bestehen bleibt; eben so kann bei Einführung von Gipscement in das Eiweiß eine Verlagerung der Somiten nach oben (Nr. 13, Taf. XVI, Fig. 64), eine Verlagerung der Somiten einer Seite nach unten (Nr. 3 bis, Taf. XVI, Fig. 61 *C*) oder die Entwicklung der Somiten nur einer Seite (Nr. 307, Taf. XVI, Fig. 65) beobachtet werden.

Was das **Cölom** betrifft, so wurde eine asymmetrische Entwicklung seiner rechten und linken Hälfte beobachtet (Nr. 115, Taf. XII, Fig. 35, Chlornatrium; Nr. 229, Taf. XVI, Fig. 60, Alkohol), welche n Abhängigkeit von der ungleichmäßigen Ansammlung von Flüssigkeit im Cölom steht, ferner eine Theilung des hinteren Cölomabschnitts in einzelne unregelmäßig gestaltete und regellos angeordnete Höhlen (Nr. 115, Chlornatrium; Nr. 106 und 107, Saccharum uvicum) und endlich eine Theilung des extraembryonalen Cöloms in einzelne Höhlen, in Folge einer Vereinigung des oberen und unteren Mesodermblattes (Nr. 89, Chlornatrium). Bei starker Erweiterung der Gefäße kann das intraembryonale Cölom bisweilen augenscheinlich vollständig reducirt werden (Nr. 3 bis, Taf. XIII, Fig. 43, Chlornatrium).

Recht verschiedenartige Anomalien bei der Entwicklung des **Herzens** sind schon von früheren Autoren beschrieben worden, wie jene Verlagerung des Herzens nach der rechten Seite und die verdrehte Lage seiner Theile (Inversion), die Ektopie des Herzens, seine Erweiterung, das Doppelherz, die Entwicklungshemmung des Herzens etc. Eine Erweiterung des Herzens bei Hydrops ist keine seltene Erscheinung (nach Verdünnung des Eiweißes). Das meiste Interesse bieten die Veränderungen in der Gestalt und Größe des Herzens: das Herz von geringer Größe (Nr. 229, Alkohol), die relative Verlängerung des Herzens bei Wachsthumsstillstand des vorderen und hinteren Abschnitts des Keimes (Nr. 301, Gipscement), oder die relative Vergrößerung des Herzens bei unregelmäßiger Gestalt desselben (Nr. 170, Taf. XI, Fig. 21, Nikotin), endlich das Fehlen der Herzanlage bei einem dreitägigen Keime (Nr. 57, Taf. XII, Fig. 36 und Taf. X,

Fig. 8, Chlornatrium). Bisweilen führt die frühzeitige Erweiterung der Gefäße dazu, dass es unmöglich wird zu unterscheiden, welcher Theil des Gefäßsystems dem Herzen entspricht (Nr. 3bis, Taf. XIII, Fig. 43, Chlornatrium).

Es wurde ein Nichtverwachsen beider Myokardhälften auf der Rückenseite beobachtet, wobei das Endokard vollständig ausgebildet war (Nr. 130, Jodkalium; Nr. 307, Taf. XVI, Fig. 62 *C*, Gipscement). Eine Tendenz zur Ektopie des Herzens ist bei dem Keim Nr. 106 ausgedrückt (Taf. XIII, Fig. 44 *C*, Saccharum uvicum), indem hier das Hineinziehen des Herzens nach innen verzögert ist; bei dem Keim Nr. 107 (Taf. XIV, Fig. 45, Saccharum uvicum) liegt das Herz dagegen ganz auf der rechten Seite im extraembryonalen Cölom. Man könnte vermuthen, dass die Erweiterung der Gefäße in Verbindung mit der eigenartigen Gestalt der Nervenanlage eine Kompression der inneren Organe des Keimes und eine Ektopie des Herzens hervorgerufen hat.

Die häufigste Form von Ektopie ist diejenige der Verlagerung des Herzens vor den Keim, wie dies bei omphalocephalen und anderen Keimen beobachtet wird (bei Verdünnung und Verminderung des Eiweißes, Nr. 25; Nr. 115, Taf. X, Fig. 6, Taf. XII, Fig. 35 und Nr. 112, Taf. X, Fig. 9, Chlornatrium; Nr. 165, Taf. XI, Fig. 20 und Taf. XV, Fig. 56, Nikotin, wobei das Herz von einer Ektodermfalte durchsetzt wird; Nr. 278 und 55, Taf. XV, Fig. 59 *A*, Guanin; Nr. 151, Alkohol; Nr. 311, Taf. XI, Fig. 24 und Taf. XVI, Fig. 66 *A*, ungleichmäßige Erwärmung). Das Herz kann dabei bald die Gestalt eines gekrümmten Rohres, bald diejenige einer ganz anormalen unregelmäßigen Erweiterung haben und im extraembryonalen Cölom liegen, wodurch es die Erscheinung der Cölosomie darbietet. Eine zu derselben Kategorie gehörende Erscheinung zeigt uns das starke Versenken des Herzens in den Dotter bei Nr. 235 (Taf. XI, Fig. 28 *C*, bei Verminderung des Eiweißgehaltes). Die Verlagerung des Herzens nach vorn kann durch Wachsthumsbedingungen des Keimes erklärt werden.

Erweist sich das Herz in Folge von Hydrops des Keimes im extraembryonalen Cölom, so kann, da die Gewebe der Blastodermscheibe weniger empfindlich für die Wirkung der Lösungen sind, als der Keim selbst, bei eintretendem Stillstand im Wachsthum des vorderen Keimendes das Wachsthum der Scheibe noch fortdauern und das Herz nach sich ziehen, indem es dessen Ektopie hervorruft. Die weiter oben beschriebene Durchbohrung des Herzens durch eine Falte des Ektoderms läuft in Wirklichkeit wahrscheinlich auf eine Um-

wachsung dieser Falte durch beide Herzhälften bei deren Verwachsung heraus.

Die am häufigsten beobachtete Anomalie des **Gefäßsystems** ist eine Erweiterung der Gefäße, welche ihrerseits wieder verschiedene Deformationen hervorruft. Diese Erweiterung kann bisweilen nur in der Area vasculosa auftreten, während die Gefäße im Keim überhaupt nicht entwickelt sein können (Nr. 397, Gipscement). Eine Erweiterung der Gefäße in diesem oder jenem Theil des Keimes wurde unter der Einwirkung der verschiedenartigsten Bedingungen beobachtet (bei Verdünnung und Verminderung des Eiweißes, Nr. 197, 171 u. a. m.; Nr. 115, 37, 3, Chlornatrium; Nr. 133, 106, 107, Saccharum uvicum; Nr. 243, Bromlithium; Nr. 14, Nikotin; Nr. 3bis, Gipscement; Nr. 101, Chloralhydrat u. a. m.).

Die Erweiterung der Gefäße erstreckt sich gewöhnlich auf einige derselben, bisweilen jedoch nur auf die Gefäße eines bestimmten Bezirkes, z. B. des Kopfes (Nr. 14); diese Erweiterung hat bisweilen eine Verdrängung des Cöloms nach den Seiten und ein vollständiges Verschwinden der primären Leibeshöhle (Nr. 101) zur Folge; bisweilen ist das Cölom, wie wir gesehen haben, im Inneren des Keimes gar nicht mehr zu unterscheiden.

Was die Gründe betrifft, welche den Hydrops hervorrufen, so erscheint als hauptsächlichster unter denselben naturgemäß die Störung der osmotischen Bedingungen. So hat z. B. die Verdünnung des Eiweißes eine Ansammlung von Flüssigkeit nicht nur in den Gefäßen, sondern auch in anderen inneren Hohlräumen zur Folge. Diese Erscheinungen können der Verkleinerung der Segmentationshöhle bei den Eiern von *Physa* (nach MEISENHEIMER[1]) und dem Verschwinden der kontraktilen Vacuolen bei den Süßwasserprotozoën, bei deren Versetzung in Salzwasser, d. h. bei Dichterwerden des Mediums (nach GRUBER, 1889, BUDGET u. A.) an die Seite gestellt werden.

Die Abnormitäten in Bezug auf Richtung und Lage der Gefäße können so bedeutend sein, dass es bisweilen unmöglich wird, die morphologische Bedeutung dieser letzteren zu bestimmen. Wir weisen auf die Substitution der vorderen Kardinalvenen durch zahlreiche kleine Gefäße bei der Wucherung der Nervenanlage unter der Einwirkung von Zuckerlösung hin (Nr. 106 und 107, Taf. XIII und XIV, Fig. 44 und 45); dieses Ersetzen kann man in eine Reihe stellen mit der

[1] MEISENHEIMER, Entwicklungsgeschichte von *Limax maximus*. Diese Zeitschrift. Bd. LXII. 1896.

Substitution der großen Venen der Area vasculosa durch dünne Kapillaren, wie sie von Dareste (l. c. Taf. VII, Fig. 9) beschrieben worden ist.

Was die **Blutzellen** betrifft, so können die von Dareste (l. c., p. 424) und Kästner (l. c., p. 143) beschriebenen Erscheinungen auch bei Injektionen in das Eiweiß beobachtet werden. Ich glaube jedoch annehmen zu können, dass die Verminderung der Zahl von Blutzellen in Fällen von Erweiterung der Gefäße eine rein relative sein kann, und ausschließlich von der Erweiterung des betreffenden Gefäßlumens abhängig ist (bei Verdünnung des Eiweißes, bei Injektion von Jodkalium Nr. 130). In anderen Fällen haben wir es unzweifelhaft mit einer absoluten Verminderung der Anzahl von Blutzellen zu thun (Nr. 37 u. Nr. 3, Chlornatrium; Nr. 14, Nikotin u. a. m.), bisweilen sogar mit ihrem Fehlen im Keim selbst (Nr. 106, Saccharum uvicum; Nr. 150, Bromlithium) oder gar mit ihrer völligen Abwesenheit sowohl innerhalb des Keimes, als auch in der Area vasculosa (Nr. 57, Chlornatrium). Die Gründe dieser Erscheinung sind zum Theil von Dareste klargelegt worden.

Zu erwähnen ist noch die Entwicklungshemmung (Nr. 229, Alkohol) und eben so die asymmetrische Entwicklung der **Wolff'schen Gänge** (Nr. 115, Chlornatrium; Nr. 106, Saccharum uvicum) in Verbindung mit der asymmetrischen Entwicklung des Keimes selbst, ferner die lokale Theilung und das Verschwinden des Lumens in den Wolff'schen Gängen, in Folge Eindringens von Zellen der Wände in das Lumen (Nr. 14, Nikotin); diese Erscheinung zeigt eine Analogie mit der Theilung des Lumens im Nervenrohr, wie sie bei demselben Keim beobachtet wurde.

Wenn die vermehrte Ansammlung von Flüssigkeit in der Höhle der Linsenanlage eine Verdickung der Linsenwand verhindert, so kann man annehmen, dass auch das Hereinwachsen von Zellen in das Lumen eines Organs durch die Verminderung der Flüssigkeitsmenge im Lumen desselben hervorgerufen wird. Es wurde ferner eine Entwicklungshemmung der Nephridialröhren der einen Seite beobachtet (Nr. 229, Alkohol).

Die Anomalien der **Chorda** haben bis jetzt die Aufmerksamkeit der Forscher nur wenig auf sich gezogen, obgleich Rabaud (l. c. 1900) ein Umbiegen ihres hinteren Endes (cordentérie), welche auch von mir beobachtet wurde (Nr. 3, Taf. XIII, Fig. 43 *G*, Chlornatrium), beschrieben hat. Zu erwähnen ist die Entwicklungshemmung und das gänzliche Fehlen der Chorda. In gewissen Fällen kann dieses Fehlen

auch durch eventuelle Degeneration der Chorda in frühen Stadien erklärt werden (Nr. 38, Taf. XII, Fig. 33, Chlornatrium), bisweilen aber wird die Entwicklung der Chorda augenscheinlich im ersten Beginn deren Entstehung unterbrochen (Nr. 57, Taf. XII, Fig. 36, Chlornatrium und Nr. 272, Taf. XI, Fig. 27, Verminderung des Eiweißes). Bisweilen betrifft die Entwicklungshemmung nur das vordere Ende (Nr. 107, Saccharum uvicum), bisweilen auch nur das allerhinterste Ende der Chorda, so dass die Nervenanlage sich weiter nach hinten erstreckt, als das Ende der Chorda (Nr. 37, Chlornatrium, und Nr. 301, Gipscement).

Auch die Verlagerung gewisser Theile der Chorda wurde beobachtet (Nr. 229, Taf. XVI, Fig. 60, Alkohol; Nr. 107, Taf. XIII, Fig. 44 *D*, Saccharum uvicum), wobei einzelne Theile der Chorda sich losreißen und sich isolirt weiter entwickeln können (Nr. 106 u. Nr. 133, Saccharum uvicum). Alle diese Abweichungen bilden sich wahrscheinlich in Folge des Druckes, welchen die sich erweiternden Gefäße ausüben.

Die Umbiegung der Chorda unter einem Winkel von fast 90° (Nr. 37, Taf. XIII, Fig. 41 *B*, Chlornatrium und Nr. 302, Taf. XVI, Fig. 62, Gipscement) findet ihre Erklärung in dem Keim Nr. 350 (Taf. XVI, Fig. 68 *D*), welcher sich zwar ohne irgend welche Injektion entwickelt hatte, aber dennoch die gleiche Umbiegung der Chorda aufweist, welche durch den Zusammenhang des vorderen Chordaendes mit den Wandungen des Schlundes bedingt wird. Auf dieselbe Weise kann auch die Gestaltung des Pharynx in der Fig. 68 *E* sowie die Lostrennung von Zellen des vorderen Chordaendes und deren Übertritt in das Innere des Pharynx erklärt werden, wobei diese Zellen schon sehr früh die für Chordazellen charakteristische bläschenförmige Gestalt annehmen. Diese Gestalt ist, im Gegensatz zu dem, was wir in Betreff der Formveränderung der Entodermzellen sahen, in dem gegebenen Fall gewissermaßen eine ererbte Erscheinung.

Ich gehe nunmehr zu den Anomalien des **Pharynx** über.

Zur Beobachtung kam eine Verlagerung des Pharynx nach vorn, welche wahrscheinlich durch ungleichmäßiges Wachsthum des Keimes hervorgerufen (Nr. 25, Verminderung des Eiweißes) und bisweilen von einer Asymmetrie der Gestalt des Pharynx begleitet wird (Nr. 115, Taf. XII, Fig. 35 *B*, Chlornatrium). Diese Verlagerung steht in den gegebenen Fällen wahrscheinlich in Verbindung mit dem Entwicklungsstillstand im vorderen Ende des Nervenrohrs, in anderen Fällen kann sie dagegen mit der Erscheinung der Omphalocephalie in Verbindung

stehen. Die Erscheinungen der Verlagerungen des Pharynx sowohl, wie des Herzens nach vorn, haben wahrscheinlich gemeinsame Ursachen (p. 266).

Zu erwähnen ist die Veränderung in der Gestalt des Pharynx, welche bisweilen eine ganz unregelmäßige werden kann (Nr. 14, Taf. XV, Fig. 55 *C*, Nikotin; Nr. 133, Taf. XIV, Fig. 46, Saccharum uvicum; Nr. 155, Alkohol; Nr. 302, Taf. XVI, Fig. 62, Gipscement). Die Gestaltsveränderung des Pharynx ist oft begleitet von einer Erweiterung seines Lumens, welche bisweilen eine sehr beträchtliche sein kann (Nr. 304, Gipscement), sowie von einem Dünnerwerden seiner Wandungen.

Bisweilen hat der Pharynx die Gestalt eines Trichters mit blindgeschlossenem hinterem Ende (Nr. 55, Guanin + Chlornatrium), bisweilen ist er aber im Gegentheil vorn verschmälert (Nr. 302, Taf. XVI Fig. 62, Gipscement) und erweitert sich nach hinten zu.

In einem Fall (Nr. 165, Taf. XV, Fig. 56 *C*, Nikotin) war der trichterförmige Pharynx in Folge der Entwicklung einer vertikalen Ektodermfalte gleichsam in zwei Theile getheilt (Pharynx bipartitus).

Ich erwähne schließlich noch der bei der Entwicklung der **Kiemensäcke** und **-spalten** auftretenden Abweichungen. Es wurde eine asymmetrische Entwicklung dieser Theile (Nr. 106 und 107, Taf. XIII, Fig. 44 und Taf. XIV, Fig. 45, Sac. uvicum), ferner eine Verzögerung oder vielleicht gar völlige Unterdrückung ihres Entstehens (Nr. 115, Taf. XII, Fig. 35, Chlornatrium) beobachtet. Endlich sind wahrscheinlich auch die blinden, asymmetrisch liegenden Auswüchse am vorderen Abschnitt des Pharynx bei dem Keim Nr. 57 (Taf. XII, Fig. 36 *A*, Chlornatrium) als Kiemensäcke aufzufassen, welche sich in Folge des Wachsthumsstillstandes im vorderen Keimabschnitt einander genähert haben; auch eine Wucherung und unregelmäßige Gestalt der Kiemensäcke wurde beobachtet (Nr. 107, Saccharum uvicum).

Ich werde hier nicht näher auf die anderen, im speciellen Theile meiner Arbeit beschriebenen partiellen Abweichungen eingehen (wie z. B. die Verzögerung oder gänzliche Unterdrückung der Bildung der übrigen Abschnitte des Darmes: Nr. 106, Saccharum uvicum; Nr. 14, Nikotin; — die asymmetrische Entwicklung der Lungen: Nr. 107, Saccharum uvicum u. a. m.; — die Wucherung der Mundhöhle: Nr. 107, Saccharum uvicum). Ich erwähne nur, dass wenn auch die Wucherung der Kiemenspalten der einen Seite bei Nr. 107 durch die Konfiguration des Keimes bedingt wird, wobei der Pharynx von der betreffenden Seite entfernt erscheint, die Wucherung der Mundbucht

vielmehr der stimulirenden Wirkung der Zuckerlösungen auf gewisse Produkte des Ektoderms zugeschrieben werden muss, wie wir sie in Bezug auf die Nervenanlage und die Sinnesorgane festgestellt haben.

Der Umstand, dass gleichzeitig mit der Wucherung der Nervenanlage und der Hörbläschen auch eine solche der Linsenanlage erfolgt, spricht indirekt für die längst ausgesprochene Ansicht, es sei die Linse selbst nichts Anderes wie die modificirte Anlage eines Sinnesorgans. Das Wuchern auch der Mundbucht dagegen, unter den gleichen Bedingungen, regt unwillkürlich zu der Frage an, ob nicht auch sie die Modifikation irgend einer Sinnesorgananlage vorstellt, und dies um so mehr, da der Vergleich des Mundes der Vertebraten mit einer Kiemenspalte auf bedeutende Schwierigkeiten stößt. Es mag bemerkt werden, dass die erste Anlage der Mundbucht bisweilen in Gestalt eines verdickten Ektodermbezirks auftritt, welcher an die Anlage eines Sinnesorgans oder einer Placode erinnert (z. B. bei *Petromyzon* nach DOHRN und KOLZOW[1]).

Auf jeden Fall bieten uns Injektionen in das Eiweiß ein sicheres Mittel zur Erzielung von Abweichungen, welche bisweilen schon aus dem Grunde von Interesse sind, weil sie auf normale Processe ein Licht werfen, und ein Verständnis derselben ermöglichen.

Es möge hier darauf hingewiesen werden, dass trotz der recht mannigfaltigen Abweichungen, welche bei den Veränderungen in der Zusammensetzung desjenigen Mediums, in welchem die Entwicklung vor sich geht, erhalten wurden, weder bei dem Hühnchen noch bei den Cephalopoden jemals Doppelmissbildungen beobachtet worden sind; die Ursachen der Entstehung solcher Missbildungen tragen bei der Mehrzahl der Fälle einen rein physikalischen Charakter.

St. Petersburg, 7. April 1902.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen:

AF, äußeres Feld der Primitivrinne;
Am, Amnion;
Am_1-Am_7, supplementäre Amnionfalten;
Ao, Aorta und Aortabogen;
Aom, Arteria omphalo-mesenterica;
Bl, Blastoporus;
Bp, Anlage der Lungen;
C, Herz;
C_2, Bereich der Herzkammer;
C_3, Bereich des Vorhofs;
CA, vordere Sichel oder »croissant antérieur« DUVAL's;

[2] N. KOLZOW, Entwicklung des Kopfes bei Petromyzon. Moskau 1901. Russisch.) Vgl. seine Taf. V, Fig. 27*a* u. 27*b*.

Cam, Amnionhöhle;
Cent, entodermales Kanälchen, welches auf die Oberfläche des Keimes ausmündet;
CC, Ductus Cuvieri;
Ch, Chorda;
Chz, Zellen, welche sich im Bereich des Pharynx von dem vorderen Ende der Chorda loslösen;
Cm, Nervenanlage (auch *MC*);
Cms, Höhle im Mesoderm, deren Bedeutung unbekannt ist;
Co, Chorion;
Cr, Linse oder sekundäre Augenblase;
CW, Wolff'scher Gang;
Dec, Deckschicht des Ektoderms;
Dtm, Dottermembran;
Eam, ektodermale Amnionnaht;
Ect, Ektoderm;
Ect.n, $Ect.n_1$, $Ect.n_2$, Zusammenhang der Nervenanlage mit dem Ektoderm;
Ent, Entoderm;
fb, Kiemensäcke und -spalten;
fb_3 und fb_4, dritte und vierte Spalte;
fc, Hautfaserblatt des Mesoderms;
fi, Darmfaserblatt des Mesoderms;
FB, Mundbucht;
Gn, Anlage der Ganglien oder der Ganglienleiste;
IA, Vorderdarm;
IF, inneres Feld der Primitivrinne;
In, Darm;
LM, Medullarplatte;
MA, vordere Extremitäten;
MAV, erweitertes Gefäß an der Basis der vorderen Extremitäten;
MC_1, MC_2, MC_3, Abschnitte der Nervenanlage (bei deren künstlichen Theilung);
MCV, der Degeneration verfallene Wandung des Nervenrohrs;
MP, hintere Extremitäten;
MPV, erweitertes Gefäß an der Basis der hinteren Extremitäten;
Msd, Mesoderm u. dessen Anhäufungen;
n (n_1, n_2, n_3), Fortsätze der Nervenanlage;
Ph, Pharynx;
PP, Cölom;
pp, Primitivrinne;
PPE, extraembryonales Cölom;
PPI, intraembryonales Cölom;
Pr, Pericardialhöhle;
Pv, Somiten;
RC, Schwanzanschwellung des Nervenrohrs (Renflement caudal);
RE, Ektodermfalte, welche den vorderen Abschnitt des Keimes von der Scheibe trennt;
Rect, Falten, Wülste und Verdickungen des Ektoderms, von verschiedener Bedeutung;
Rent, Entodermfalten von verschiedener Bedeutung;
Rn, Falten der Nervenanlage;
Sg, Anhäufung von Blutzellen;
V_1, V_2, V_3, primäre Hirnblasen;
V u. *v*, Gefäße;
VA, Hörbläschen;
VCA, Venae cardinales anteriores;
VCP, Venae cardinales posteriores;
VO, primäre Augenblase;
W, Anlage des Wolff'schen Körpers;
X, Bildung, deren Bedeutung unbekannt ist;
Z, Blastodermbezirk hinter dem Keim, welcher des Mesoderms entbehrt.

Die Mehrzahl der Figuren sind mit dem Zeiss'schen System 3/a*, oder mit den stärkeren Systemen 1/B und 3/B gezeichnet worden. Die Umrisse wurden mit Hilfe des Abbe'schen Zeichenapparates ausgeführt.

Tafel X.

Fig. 1. Fünftägiger Keim (Nr. 43), in einem Ei entwickelt, in welches vor der Bebrütung 0,5 ccm Wasser eingeführt worden waren. Die rechte Augenblase (*VO*) ist in die Länge gezogen, die linke dagegen degenerirt.

Fig. 2. Viertägiger Keim (Nr. 282), in einem Ei entwickelt, aus welchem 1,5 ccm Eiweiß entfernt worden war.

Fig. 3. Schema der Anordnung der Amnionhöhlen auf der Blastodermscheibe des Keimes Nr. 102, welcher sich 7 Tage in einem Ei nach Einführung von 1 ccm 1%iger Kochsalzlösung entwickelt hatte. Die punktirten Linien bezeichnen die freien Ränder der Amnionfalten, welche die Umrisse der Öffnungen in der Wand des Amnions bilden. Die Querlinien bezeichnen die Richtung der in Fig. 29, Taf. XI abgebildeten Querschnitte.

Fig. 4. Stark deformirter viertägiger Keim (Nr. 61), entwickelt nach Einführung von 1 ccm 1%iger Kochsalzlösung.

Fig. 5. 3½tägiger Keim (Nr. 38), entwickelt nach Einführung von 1 ccm 1%iger Kochsalzlösung. Die Area pellucida ist vorn zerrissen.

Fig. 6. Viertägiger Keim (Nr. 115), entwickelt nach Einführung von 1 ccm 1%iger Kochsalzlösung.

Fig. 7. Gürtelförmige Blastodermscheibe (Nr. 90), entwickelt in 4 Tagen nach Einführung von 1 ccm 12,5%iger Kochsalzlösung.

Fig. 8. Dreitägiger Keim (Nr. 57), entwickelt nach Einführung von 1 ccm 12,5%iger Kochsalzlösung.

Fig. 9. Viertägiger Keim (Nr. 112), entwickelt nach Einführung von 1 ccm 12,5%iger Kochsalzlösung.

Fig. 10. Viertägiger Keim (Nr. 35), entwickelt nach Einführung von 1 ccm 25%iger Kochsalzlösung.

Fig. 11. Dreitägiger Keim (Nr. 3), entwickelt nach Einführung von 33%iger Kochsalzlösung.

Fig. 12. 3½tägiger Keim (Nr. 132), entwickelt nach Einführung von 1 ccm 25%iger Lösung von Saccharum uvicum.

Fig. 13. Viertägiger Keim (Nr. 106), entwickelt nach Einführung von 1 ccm 25%iger Lösung von Saccharum uvicum.

Fig. 14. Viertägiger Keim (Nr. 106), entwickelt nach Einführung von 1 ccm 25%iger Lösung von Saccharum uvicum.

Fig. 15. Sechstägiger Keim (Nr. 133), entwickelt nach Einführung von 1 ccm 25%iger Lösung von Saccharum uvicum.

Fig. 16. Dreitägiger Keim (Nr. 130), entwickelt nach Einführung von 1 ccm 20%iger Lösung von Saccharum uvicum.

Fig. 17. Fast viertägiger Keim (Nr. 210), entwickelt nach Einführung von 1 ccm 5%iger Lösung von Bromnatrium. Die Area pellucida ist rechts zerrissen.

Tafel XI.

Fig. 18. Dreitägiger Keim (Nr. 131), entwickelt nach Einführung von 1 ccm 20%iger Lösung von Jodkalium.

Fig. 19. Dreitägiger Keim (Nr. 14), entwickelt nach Einführung eines halben Tropfen Nikotin.

Fig. 20. 3½tägiger Keim (Nr. 165), entwickelt nach Einführung von ⅓ Tropfen Nikotin.

Fig. 21. 3½tägiger Keim (Nr. 170), entwickelt nach Einführung von ⅓ Tropfen Nikotin.

Fig. 22. Dreitägiger Keim (Nr. 151), entwickelt nach Einführung von 1 ccm 40%igen Alkohols.

Fig. 23. 3½tägiger Keim (Nr. 3 bis), entwickelt nach Einführung von einem Tropfen Gipscement (Wasserglas mit Gips).

Fig. 24. Dreitägiger Keim (Nr. 311), entwickelt nach ungleichmäßiger Erwärmung des Eies (Verkleben des Eies mit heißem Kanadabalsam).

Fig. 25. $2^1/_2$tägiger Keim (Nr. 55), entwickelt nach Einführung von 1 ccm koncentrirter Guaninlösung in 0,75% Kochsalzlösung.

Fig. 26. Querschnitte durch einen $3^1/_2$tägigen Keim (Nr. 25bis), entwickelt nach Entnahme von 1,5 ccm Eiweiß aus dem Ei. *A*, im Bereich des Herzens; *B*, im mittleren Rumpfabschnitt.

Fig. 27. Querschnitte durch einen viertägigen Keim (Nr. 282, Taf. X, Fig. 2), entwickelt nach Entnahme von 1,5 ccm Eiweiß aus dem Ei. *A*, durch den vorderen, *B*, durch den mittleren, *C*, durch den hinteren Abschnitt; *D*, im Bereich des Blastoporus.

Fig. 28. Querschnitte durch einen viertägigen Keim (Nr. 235), entwickelt nach Entnahme von 1,5 ccm Eiweiß aus dem Ei. *A*, im vorderen, *B*, im hinteren Abschnitt des Kopfes; *C*, im Bereich des Herzens.

Fig. 29. Vier Schnitte durch eine siebentägige Blastodermscheibe, entwickelt nach Einführung von 1 ccm 1%iger Kochsalzlösung. Die Richtung der Schnittführung ist auf dem Schema Taf. X, Fig. 3 angegeben.

Fig. 30. Schnitt durch eine viertägige gürtelförmige Blastodermscheibe, entwickelt nach Einführung von 1 ccm 12,5%iger Kochsalzlösung (siehe Taf. X, Fig. 7).

Fig. 31. Etwas schräg gerichtete Längsschnitte durch einen viertägigen Keim (Nr. 88), entwickelt nach Einführung von 1 ccm 1%iger Kochsalzlösung. Der Schnitt *A* hat den Seitentheil des Kopfes mit getroffen, *B*, den mittleren Theil desselben.

Tafel XII.

Fig. 32. Schnitte durch eine dreitägige gürtelförmige Blastodermscheibe (Nr. 105), entwickelt nach Einführung von 1 ccm 1%iger Kochsalzlösung. *A*, Schnitt durch den gesammten Gürtel; *B*, Entodermblase; *C*, äußerer Scheibenrand bei stärkerer Vergrößerung.

Fig. 33. Schnitte durch einen $3^1/_2$tägigen Keim, entwickelt nach Einführung von 1 ccm 1%iger Kochsalzlösung (siehe Taf. X, Fig. 5). *A*, Querschnitt durch den vorderen Kopfabschnitt; *B*, Schnitt durch den Rand der Amnionfalte bei stärkerer Vergrößerung; *C*, Querschnitt durch den hinteren Keimabschnitt; *D*, Querschnitt hinter dem Keim.

Fig. 34. Längsschnitt durch einen dreitägigen Keim, entwickelt nach Einführung von 1 ccm 25%iger Kochsalzlösung.

Fig. 35. Querschnitte durch einen viertägigen Keim (Nr. 115), entwickelt nach Einführung von 1 ccm 1%iger Kochsalzlösung. *A*, *B* u. *C*, Schnitte durch den vorderen Abschnitt des Keimes; *D*, durch den mittleren Abschnitt des Keimes; *E*, *F* u. *G*, durch den hinteren Abschnitt des Keimes (bei starker Vergrößerung).

Fig. 36. Querschnitte durch einen dreitägigen Keim (Nr. 57), entwickelt nach Einführung von 1 ccm 12,5%iger Kochsalzlösung (siehe Taf. X, Fig. 8). *A* u. *B*, Schnitte durch den vorderen Abschnitt des Keimes; *C* u. *D*, durch den mittleren, *E*, durch den hinteren Abschnitt des Keimes; *F*, durch den Blastoporus.

Fig. 37 *A*. Querschnitt durch die vordere Amnionhöhle eines viertägigen Keimes (Nr. 112), entwickelt nach Einführung von 1 ccm 12,5%iger Kochsalzlösung (siehe Taf. X, Fig. 9).

Fig. 37 *B*. Ektodermzellen aus der Wandung der Amnionhöhle, in Theilung begriffen.

Tafel XIII.

Fig. 38. Viertägige Blastodermscheibe, entwickelt nach Einführung von 1 ccm 12,5%iger Kochsalzlösung. *A*, Schnitt durch die gesammte Scheibe; *B*, ein Theil der Scheibe bei stärkerer Vergrößerung.

Fig. 39*A*. Längsschnitt durch einen viertägigen Keim (Nr. 35), entwickelt nach Einführung von 1 ccm 25%iger Kochsalzlösung.

Fig. 39*B*. Schnitt durch den Rand der Blastodermscheibe desselben Keimes.

Fig. 40. Schnitt durch eine $3^1/_2$tägige Blastodermscheibe, entwickelt nach Einführung von 1 ccm 33%iger Kochsalzlösung.

Fig. 41. Querschnitte durch einen viertägigen Keim (Nr. 37), entwickelt nach Einführung von 1 ccm 33%iger Kochsalzlösung. *A*, durch den vorderen Abschnitt des Kopfes; *B*, in der Nackenregion.

Fig. 42. Querschnitt durch einen dreitägigen Keim (Nr. 301), entwickelt nach Einführung eines Tropfens Gipscement (im Bereich des Herzens).

Fig. 43. Querschnitte durch einen dreitägigen Keim (Nr. 3), entwickelt nach Einführung von 1 ccm 33%iger Kochsalzlösung (siehe Taf. X, Fig. 11). *A*, Schnitt durch die vor dem Keim gelegene Vertiefung; *B*, *C*, *D*, durch den vorderen prächordalen Keimabschnitt; *E*, *F*, *G*, durch den hinteren Theil des Keimes; *H*, durch den Rand der Blastodermscheibe.

Fig. 44. Querschnitte durch einen viertägigen Keim (Nr. 106), entwickelt nach Einführung von 1 ccm 25%iger Lösung von Saccharum uvicum (vgl. Taf. X, Fig. 13). *A*, durch den vorderen Kopfabschnitt, *B*, durch den hinteren Theil desselben, *C*, in Bereich der vorderen Extremitäten.

Tafel XIV.

Fig. 44*D* u. *E*. Weitere Querschnitte durch den viertägigen Keim Nr. 106 vgl. Fig. 44, Taf. XIII). *D*, durch das hintere Ende des Keimes; *E*, etwas mehr nach vorn als *D*.

Fig. 45. Querschnitte durch einen viertägigen Keim (Nr. 107), entwickelt nach Einführung von 1 ccm 25%iger Lösung von Saccharum uvicum (vgl. Taf. X, Fig. 14). *A* u. *B*, durch den vorderen Kopfabschnitt; *C* u. *D*, durch die Nackenregion; *E*, im Niveau des Entstehungsortes der Lungen; *F*, durch den hinteren Abschnitt des Nervenrohrs.

Fig. 46. Querschnitte durch einen sechstägigen Keim (Nr. 133), entwickelt nach Einführung von 1 ccm 25%iger Lösung von Saccharum uvicum (vgl. Taf. X, Fig. 15). *A*, *B*, *C*, im Bereich des Kopfes; *D* u. *E*, im Bereich des Herzens; *F*, im Bereich der vorderen Extremitäten.

Fig. 47. Reihe von Querschnitten durch das Dach der Amnionhöhle eines $4^1/_2$tägigen Keimes (Nr. 266), entwickelt nach Einführung von 1 ccm 20%iger Jodkaliumlösung.

Fig. 48. Querschnitte durch den vorderen und hinteren Theil eines dreitägigen Keimes (Nr. 130), entwickelt nach Einführung von 1 ccm 20%iger Jodkaliumlösung.

Fig. 49. Zwei Querschnitte durch das Nervenrohr eines zweitägigen Keimes (Nr. 35), entwickelt nach Einführung von 1 ccm 25%iger Lösung von Manganum sulfuricum. *A*, im Gebiete der Hörblase; *B*, durch den vorderen Abschnitt des Rückenmarks.

Tafel XV.

Fig. 50. Querschnitte durch einen dreitägigen Keim (Nr. 131), entwickelt nach Einführung von 1 ccm 20%iger Jodkaliumlösung (vgl. Taf. XI, Fig. 18). *A*, durch den Blastoporus; *B* u. *C*, durch den mittleren Abschnitt des Keimes; *D* u. *E*, durch den vorderen Abschnitt des Keimes.

Fig. 51. Schnitt durch den Rand der Amnionfalte eines viertägigen Keimes, entwickelt nach Einführung von 1 ccm 5%igen Bromnatriums (vgl. Taf. X, Fig. 17).

Fig. 52. Schnitt durch die Blastodermscheibe eines zweitägigen Keimes (Nr. 65), entwickelt nach Einführung von 1 ccm 6%iger Lösung von Chromlithium.

Fig. 53. Schnitte durch einen viertägigen Keim (Nr. 243), wobei am Ende des zweiten Tages der Bebrütung 1 ccm 3%iger Lösung von Bromlithium in das Ei eingeführt wurden. *A*, Querschnitt durch den vorderen Abschnitt des Rumpfes, da, wo die Verdickung der Amnionnaht an den Rücken des Keimes angewachsen ist. *B*, Querschnitt durch die Amnionnaht bei stärkerer Vergrößerung (hinter dem vorhergehenden). *C*, Querschnitt durch den hinteren Abschnitt des Rumpfes, da, wo die Amnionnaht in den Rückentheil des Keimes hineinwächst. *D*, Querschnitt durch die Stelle des Hereinwachsens der Amnionnaht in das Innere des Keimes bei stärkerer Vergrößerung. *E*, Amnionnaht hinter dem Keim, im Querschnitt.

Fig. 54. Theil des Randwulstes eines zweitägigen Keimes (Nr. 243), entwickelt nach Einführung von 1 ccm 3%iger Lösung von Bromlithium. Ektoderm und Hautfaserblatt sind nicht abgebildet.

Fig. 55. Querschnitte durch einen dreitägigen Keim (Nr. 14), entwickelt nach Einführung eines halben Tropfens Nikotin (vgl. Taf. XI, Fig. 19). *A* u. *B* durch den vorderen Abschnitt des Kopfes; *C*, im Bereich der Hörbläschen; *D* u. *E*, durch das hintere Ende des Nervenrohrs.

Fig. 56. Querschnitte durch einen 3½tägigen Keim (Nr. 165), entwickelt nach Einführung von ⅓ Tropfen Nikotin (vgl. Taf. XI, Fig. 20). *A*, vor dem Keim; *B* u. *C*, durch den vorderen Abschnitt des Kopfes; *D*, durch den hinteren Abschnitt des Kopfes.

Fig. 57. Querschnitte durch einen dreitägigen Keim (Nr. 151), entwickelt nach Einführung von 1 ccm 40%igen Alkohols (vgl. Taf. XI, Fig. 22). *A*, im Bereich des Herzens; *B* u. *C*, im hinteren Theil des Keimes.

Fig. 58. Querschnitt durch einen dreitägigen Keim (Nr. 101), entwickelt nach Einführung von 1 ccm 0,5%iger Lösung von Chlorhydrat.

Fig. 59. Querschnitte durch einen 2½tägigen Keim (Nr. 55), entwickelt nach Einführung von 1 ccm koncentrirter Guaninlösung in 0,75%iger Kochsalzlösung (vgl. Taf. XI, Fig. 25). *A*, vor dem Keim (im Bereich des nach vorn verlagerten Herzens); *B*, im Bereich des Kopfes; *D*, im vorderen Abschnitt des Rumpfes.

Tafel XVI.

Fig. 59 *C*. Querschnitt durch den Keim Nr. 101 (vgl. Fig. 59, Taf. XV) im Bereich des Kopfes (weiter nach hinten als Fig. 59 *B*, Taf. XV).

Fig. 60. Querschnitte durch einen dreitägigen Keim (Nr. 229), entwickelt nach Einführung von 1 ccm 40%igen Alkohols. *A*, im Bereich des Herzens; *B* u. *C*, im hinteren Abschnitt des Keimes.

Fig. 61. Querschnitte durch einen 3½tägigen Keim (Nr. 3 bis,) entwickelt

nach Einführung eines Tropfens Gipscement (vgl. Taf. XI, Fig. 23). *A* u. *B*, im vorderen Abschnitt des Rumpfes; *C*, im mittleren Abschnitt des Rumpfes.

Fig. 62. Querschnitte durch einen dreitägigen Keim, entwickelt nach Einführung eines Tropfens Gipscement. *A*, *B* u. *C*, durch drei verschiedene Stellen des Kopfes.

Fig. 63. Elemente einer dreitägigen Blastodermscheibe, entwickelt nach Einführung eines halben Tropfens Nikotin.

Fig. 64 *A*. Querschnitte durch einen dreitägigen Keim (Nr. 299), entwickelt nach Einführung eines Tropfens Gipscement (vor dem Keim).

Fig. 64 *B*. Querschnitt durch einen $3^1/_2$tägigen Keim (Nr. 13), entwickelt nach Einführung eines Tropfens Gipscement.

Fig. 65. Querschnitt durch einen dreitägigen Keim, entwickelt nach Einführung eines Tropfens Gipscement.

Fig. 66. Querschnitte durch einen dreitägigen Keim (Nr. 311), entwickelt bei ungleichmäßiger Erwärmung (vgl. Taf. XI, Fig. 24). *A*, vor dem Keim (im Bereich des nach vorn verlagerten Herzens). *B*, *C* u. *D*, durch den Kopf.

Fig. 67. Schema für die Anordnung der Organe des vorhergehenden Keimes (Nr. 311), im Längsschnitt.

Fig. 68. Querschnitte durch einen unter normalen Bedingungen (im Thermostat) entwickelten Keim (Nr. 350). *A*, *B* u. *C*, durch den vorderen Kopfabschnitt; *D*, durch die Nackenregion; *E*, *F*, im Bereich des Herzens.

Fig. 69 *A* u. *B*. Blutzellen eines sechstägigen Keimes (Nr. 133), entwickelt nach Einführung von 1 ccm 25%iger Lösung von Saccharum uvicum, in verschiedenen Stadien der Anschwellung.

Untersuchungen über die Eibildung bei Anneliden und Cephalopoden.

Von

W. Bergmann

aus Maracaybo.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit Tafel XVII—XIX.

Bei den im Nachfolgenden dargestellten Untersuchungen suchte ich unter den Anneliden solche Formen auf, welche sich hinsichtlich der Entstehung der Eier von der gewöhnlichen Art der Eibildung abweichend verhalten. Als eine solche Form erwies sich *Onuphis tubicola* in so fern, als schon die Ovarien ein eigenartiges Verhalten zeigen und die Oocyten mit einem Komplex von Nährzellen ausgestattet sind, wie Letzteres auch schon früher bei verschiedenen anderen Anneliden beobachtet wurde. *Hesione* dagegen ist in Bezug auf die Eibildung desshalb von Interesse, weil bei ihr wirkliche Zwitterdrüsen vorhanden sind, die dicht neben einander weibliche und männliche Keimzellen enthalten (Eisig). Mit diesen Untersuchungen stehen die an den Cephalopoden vorgenommenen nur im losen Zusammenhang, hier kam es besonders darauf an, den Ursprung der Eier, die eigenthümliche, von Ray Lankester seiner Zeit bereits sehr eingehend und sorgfältig beschriebene Faltenbildung am Follikel, sowie die Entstehungsweise des Chorions zu studiren.

Das Material wurde zum Theil durch das zoologische Institut von der Zoologischen Station in Neapel bezogen, größtentheils aber von mir selbst bei einem Aufenthalt in Neapel gesammelt. Ich darf die Gelegenheit benutzen, dem Königlich Preußischen Kultusministerium für die Überlassung eines Arbeitsplatzes an der Station, so wie den Herren der Station und besonders Herrn Dr. Lo Bianco für die mir freundlichst geleistete Beihilfe meinen verbindlichen Dank abzustatten. Sodann bin ich vor Allem Herrn Professor Korschelt für die Anregung zu diesen Untersuchungen und die beständig dabei

gewährte Unterstützung zu Dank verpflichtet, dessgleichen Herrn Dr. MEISENHEIMER, der mir in freundlichster Weise seine Hilfe bei der Vollendung der Arbeit zu Theil werden ließ, als mich äußere Umstände nöthigten, dieselbe abzuschließen und ein vorübergehendes Augenleiden meine Arbeitskraft stark gelähmt hatte. Dieses war auch die Veranlassung, dass ich meine Untersuchungen, speciell diejenigen über die Eibildung der Cephalopoden leider nicht in dem Umfange zu Ende führen und zu einem so befriedigenden Abschluss bringen konnte, wie dies Anfangs beabsichtigt war, auch vermochte ich desshalb nur einen Theil der beigegebenen Figuren selbst herzustellen, während ich für die Ausführung der übrigen Herrn Cand. O. PÖTZSCH zu Dank verpflichtet bin.

I. Die Eibildung bei Onuphis tubicola.

Eine Anzahl der von mir untersuchten Formen, z. B. *Rhynchobolus convolutus*, *Staurocephalus rudolphii*, *Siphonostoma diplochaeta*, zeigte die bei der Eibildung der marinen Anneliden ziemlich allgemein gültigen Verhältnisse, d. h. die Eier bilden sich bei ihnen aus dem Peritonealepithel der Dissepimente oder aus demjenigen an der Gabelung der Parapodien. Auf die Eibildung der angeführten Formen möchte ich daher weiter nicht eingehen. Dagegen stellten sich bei *Onuphis* wesentlich andere Verhältnisse heraus. Zur Untersuchung benutzte ich nur mit Sublimatlösung konservirtes Material, da alle übrigen Reagentien die Gewebe entweder zu spröde machten oder auch Schrumpfungen hervorriefen.

Nach Entfernung der harten hornartigen Röhren wurde der Wurm der Länge nach an der dorsalen Seite aufgeschnitten. Das ganze Thier zählt ungefähr 110 bis 120 Segmente. Von etwa dem 31. bis zum 73. Segment war die Leibeshöhle der geschlechtsreifen Weibchen vollständig mit Eiern der verschiedensten Entwicklungsstadien angefüllt, von denen ich eine Serie von Totalpräparaten zur Kontrolle der Schnittserien anfertigte. Letztere wurden in Längs- und Querrichtung hergestellt und ich legte wegen einiger besonderer Punkte vor Allem Gewicht auf die Lückenlosigkeit dieser Serien.

Das Eigenthümliche an den Oocyten von *Onuphis tubicola* ist das Vorhandensein einer Gruppe von Zellen, die der Oocyte eng anliegen. Wie wir sehen werden, handelt es sich um Nährzellen. Sehen wir uns in der einschlägigen Litteratur um, so finden wir bei den Anneliden über die Eibildung unter Verwendung von Nährzellen eine ganze Anzahl von Angaben. So sehen wir bei *Ophryotrocha puerilis*

eine Nährzelle [KORSCHELT (20b), BRAEM (4), bei *Myzostoma* je eine an jedem Pol des Eies (WHEELER, 33). Eben so finden wir bei *Tomopteris* eine Anzahl zu einer Zellkappe vereinigte Zellen, CLAPARÈDE (9), VEJDOVSKÝ (30), FULLARTON (16), CHUN (6), PRINCE (24)] und bei *Diopatra cuprea* zwei Zellstränge, die wohl auch als Nährzellen betrachtet werden müssen (ANDREWS, 1).

Weiterhin beschrieben VEJDOVSKÝ und SPENGEL Gruppen von Zellen, die dem heranwachsenden Ei von *Bonellia* ansitzen und Ähnliches kommt auch noch bei anderen Anneliden vor. Ich möchte hier im Einzelnen darauf nicht eingehen, sondern verweise auf den allgemeinen Theil des Lehrbuches von KORSCHELT und HEIDER, in welchem diese Verhältnisse (p. 348 ff.) eingehend behandelt sind.

1. Entstehung der Keimzellen, ihre Beziehung zum Peritonealepithel und die Loslösung von diesem.

In der Bildung der Eier tritt uns bei *Onuphis* schon bald ein recht bedeutender Unterschied von anderen Formen entgegen. Bei diesen erfolgt die Differenzirung von Ei und Nährzellen bereits in dem als Wucherung des Peritonealepithels entstehenden Ovarium, wie man es (nach KORSCHELT) bei *Ophryotrocha*, (nach CHUN) bei *Tomopteris* und Anderen erkennt. Ein »Ovarium« in diesem Sinne ist bei *Onuphis tubicola* nicht vorhanden. An den Dissepimenten vom 31. bis zum 73. Segment finden sich ziemlich zahlreich kleine Zellanhäufungen (Taf. XVII, Fig. 1), die ich für Wucherungen des Peritonealepithels halte. Diese Wucherungen gleichen auffallend den Zellkomplexen, auf die ich nun zu sprechen komme. Es sind dies spindelförmige Gruppen von kleinen runden Zellen, 60 bis 100 an der Zahl, die einen verhältnismäßig großen, stark färbbaren Kern besitzen und frei in der Leibeshöhle schwimmen (Fig. 2—4). In der Mitte liegt ein von Plasma erfüllter Raum, der frei von Kernen ist, die Kerne gruppiren sich um denselben.

Bei einigen dieser Zellgruppen, die meist in der Nähe des Dissepimentes und nach den Parapodien zu liegen, sieht man allmählich Veränderungen in der Struktur der Kerne sich vollziehen. Das Chromatin, das Anfangs ziemlich gleichmäßig durch den Kern vertheilt war, ordnet sich jetzt knäuelförmig an. Es findet offenbar eine lebhafte Vermehrung der Kerne und Zellen in dem ganzen Zellkomplex statt. Dieselbe bildet die Einleitung zu einer Theilung der Zellgruppen selbst. Bald sieht man in der Mitte der Gruppe eine Einschnürung auftreten, die immer tiefer wird. Die Zellgruppe schnürt

sich in der Mitte durch, während die beiden Hälften noch zusammenhängen, nehmen die Kerne schon die regelmäßigere Lage um den, diesen kleinen Zellgruppen charakteristischen kernfreien Raum ein (Taf. XVII, Fig. 3), welche der spindelförmigen Gestalt der ganzen Gruppe entspricht. Nach vollzogener Theilung unterscheiden sich die Theilgruppen von den ursprünglichen Gruppen nur durch die Zahl der Zellen, welche zwischen 30 bis 50 beträgt.

Sonst ähneln die Zellen durchaus jenen der ursprünglichen Gruppen. Diese selbst möchte ich den schwimmenden Ovarien der *Echinorhynchen* vergleichen (KORSCHELT und HEIDER, Allg. Theil Fig. 166), da auch aus ihnen heraus Eier sich differenziren, wenn auch freilich auf weniger einfache Weise wie bei den Acanthocephalen.

Die Zellgruppen, die noch dem Dissepiment ansitzen, zeigen eben so wie die schon losgelösten Gruppen eine Anzahl von peripheren Zellen, die sich deutlich von den übrigen Zellen der Wucherung unterscheiden. Sie besitzen einen hellen, meist länglichovalen Kern, der jedoch manchmal, wohl in Folge des von den übrigen Zellen ausgeübten Druckes eine fast dreieckige Form annimmt.

Es handelt sich hier wohl um Peritonealzellen, die sich nicht in demselben Sinne wie die anderen Zellen differenzirt haben, und die nun eine Art von Follikelepithel um die Gruppe bilden (Taf. XVII, Fig. 1, 3 und 4).

Die Theilgruppen zeigen nach erfolgter Theilung ebenfalls diese Follikelzellen, wie ich sie nennen will, und es scheint, als ob bei der Theilung jede Theilgruppe eine annähernd gleiche Zahl von Keim- und Follikelzellen erhält. Ob sich die beiden Theilgruppen auf die ursprüngliche Zahl von Zellen ergänzen können und sich dann noch einmal theilen, oder ob es nur die eine Gruppe vermag, während die andere sich nun weiter differenzirt, oder ob bei beiden nunmehr sofort die weitere Differenzirung erfolgt, habe ich nicht feststellen können. Am wahrscheinlichsten scheint mir der zweite Fall zu sein, denn da ich nur eine geringe Zahl von Zellwucherungen fand, so möchte ich die ursprünglichen vielzelligen Zellhaufen für schwimmende Ovarien halten, die im Stande sind, immer wieder, wenn sie die nöthige Zellenzahl wieder erlangt haben, eine neue, kleinere Zellgruppe abzugeben.

2. Die Oocyte und ihre Nährzellen.

Betrachten wir die Zellen einer Theilgruppe, so sehen wir, dass alle Zellen zunächst an Größe gleichmäßig zunehmen. Bald jedoch

übertrifft eine, an dem einen Pole der spindelförmigen Gruppe gelegene Zelle ihre Nachbarinnen an Größe. Ihr Kern wächst ebenfalls. Er wird heller und das Chromatin wird feinkörnig und vertheilt sich gleichmäßig in ihm (Taf. XVII, Fig. 5 *ei*), kurz er nimmt den Charakter des Keimbläschens an und die am Pole liegende Zelle ist zur jungen Oocyte geworden. Während diese letztere sich nun rasch vergrößert, nehmen auch noch die Nährzellen, denn als solche müssen wir wohl die übrigen Zellen der Gruppe ansprechen, an Größe zu, jedoch bedeutend langsamer (Taf. XVII, Fig. 5, 6, 7, 8).

Wenn die Oocyte ungefähr die Größe des Zellhaufens erreicht hat, hört das Wachsthum der Nährzellen auf. Diese haben jetzt einen auffallend großen Kern, in dem das Chromatin in Brocken zerfallen ist, und zwar ordnen sich die größeren Brocken an der Peripherie des Kernes an. Auch in diesen älteren Stadien sind noch einige Follikelkerne zu erkennen, jedoch liegen diese stets nur den Nährzellen, niemals dem Ei an (Taf. XVII, Fig. 8 und 10). Je älter das Stadium ist, desto dunkler färben sich die Follikelkerne. Sie scheinen allmählich zu degeneriren.

Bis zu dem Zeitpunkt, in dem das Ei die Größe der Nährzellgruppe erreicht, nehmen auch letztere konstant an Größe zu (Fig. 8). Jetzt ändern sich jedoch die Verhältnisse, indem das Ei schnell heranwächst und die Nährzellgruppe ihm gegenüber zurücktritt, was man im hohen Maße in einem späteren Stadium (Fig. 9) erkennt. Schon bedeutend früher begann die Bildung der Dotterhaut (Zona radiata) sich vorzubereiten.

3. Bildung der Zona radiata.

An der Peripherie der Oocyte, den Nährzellen gegenüber, nimmt das Ooplasma eine streifige großvacuolige Struktur an (Taf. XVII, Fig. 10). Das Plasma ordnet sich gewissermaßen in kleinen Säulen an; dies ist das erste Anzeichen eines Beginns der Ausscheidung der Dotterhaut, die eine Zona radiata darstellt.

Bei der Bildung der Zona radiata scheint das Keimbläschen eine wichtige Rolle zu spielen, denn man sieht auf diesem, jedoch auch noch auf älteren Stadien (Fig. 10 und 11) häufig einen Streifen Protoplasma, der bedeutend dunkler gefärbt ist, als das umgebende Ooplasma, und der gewönlich vom Keimbläschen nach der den Nährzellen gegenüber liegenden Seite zieht. An dieser Stelle sahen wir das Plasma sich zuerst streifig anordnen und hier gelangt thatsächlich später die Zona radiata zuerst zur Abscheidung. Das Verhalten

des Keimbläschens erinnert sehr an die Antheilnahme des Kernes von Eiern und anderen Zellen an gewissen Aufnahme- und Abscheidungsprocessen, wie sie besonders von KORSCHELT (20a) in ausgedehntem Maße beobachtet worden sind.

An der Stelle, an der die Nährzellen dem Ei anliegen, fehlt zunächst die streifige Struktur des Ooplasmas. Dort, wo der dunkler gefärbte Plasmastreifen nach der Peripherie zieht und sich die Plasmastreifung zeigt, finden wir zuerst eine ganz feine homogene Membran, die an der Berührungsstelle der Oocyte mit den Nährzellen noch fehlt. Dies hängt wahrscheinlich mit der Nothwendigkeit einer längeren ausgiebigen Ernährung der letzteren durch die Nährzellen zusammen.

Dass eine solche Ernährung thatsächlich stattfindet, kann man sehr leicht an älteren Oocyten, bei denen die Zona radiata schon vollständig ausgebildet ist und auch schon der Dotter zum großen Theil abgeschieden ist, sehen.

Bei solchen Oocyten zieht ein Streifen feinkörnigen, hellen Protoplasmas, der ganz frei von den sich dunkel färbenden Dotterschollen ist, von dem Keimbläschen aus nach den Nährzellen zu, eine Erscheinung, die eben so wie die vorher erwähnte von KORSCHELT (20a) an den Eiern verschiedener Thiere, besonders von Insekten beobachtet und mit der Antheilnahme des Kerns an der ernährenden Thätigkeit der Zelle erklärt worden ist. In ähnlicher Weise hat z. B. auch STAUFFACHER (28) am Ei von *Cyclas* besonders differenzirte Partien des Ooplasmas beschrieben, die vom Keimbläschen aus nach der Peripherie und speciell nach den ernährenden Zellen hinziehen.

Doch kehren wir nun zu der Bildung der Zona radiata zurück. Bald nach dem Auftreten der sie gewissermaßen vorbereitenden Strukturen an dem einen Pol des Eies sehen wir die Dotterhaut bereits um das ganze Ei als eine sehr dünne und völlig homogene Membran ausgeschieden (Taf. XVII, Fig. 12). Die Vacuolen am äußersten Rande sind kleiner, also die Plasmasäulen niedriger geworden. Die Dottermembran nimmt nun langsam an Dicke zu, bleibt jedoch noch eine Zeit lang völlig homogen (Fig. 13, 14). Bald jedoch können wir eine Schichtung wahrnehmen, und zwar so, dass eine nach innen, also der Streifenschicht des Ooplasmas anliegende Schicht, die andererseits von der äußeren Lage scharf gesondert ist, sich dunkler färbt und weniger stark lichtbrechend ist als die äußere Lage.

In späteren Stadien gelangen mehrere Schichten zur Sonderung, die am meisten nach innen gelegene, d. h. also die zuletzt ausge-

schiedene, ist immer die dunkelste. Die bisher ganz glatte Oberfläche der Zona radiata beginnt nun unregelmäßig zu werden (Fig. 15). Von ihrer Ausgestaltung wird weiter unten noch die Rede sein.

Etwas später sehen wir die Masse der Zona radiata zwischen den einzelnen Schichtflächen vacuolig werden. Es bilden sich fortlaufende Reihen von Lückenräumen. Die Zwischensubstanz zwischen den Hohlräumen nimmt ein doppelt T-förmiges Aussehen an. Die Reihen von Lückenräumen verlaufen jedoch nicht durch die ganzen Schichten, sondern sie treten bald hier bald dort in einer Schicht, und bald in dieser bald in jener Schicht auf. Die Unebenheiten der Oberfläche vertiefen sich (Fig. 16).

Im nächsten Stadium erkennt man noch immer die koncentrische Schichtung der Zona radiata, jedoch läuft jetzt durch die ganze Dicke derselben eine sehr feine radiäre Streifung, die der Zona radiata ihr charakteristisches Aussehen verleiht und die wohl aus den zwischen den einzelnen Schichten liegenden Lückenreihen entstanden ist, indem diese sich allmählich durch die übrigen Schichten erstreckten (Fig 17). Die Oberfläche zeigt jetzt in ziemlich regelmäßigen Abständen Vertiefungen von kreisförmiger Gestalt (Fig. 17—19). Die Streifung geht überall gleichmäßig bis zur Oberfläche, einerlei ob dieselbe glatt ist, oder Vertiefungen zeigt (Fig. 17 und 18); die Streifung im peripheren Ooplasma ist unregelmäßig geworden.

In dem folgenden Stadium ist die Zona radiata vollständig ausgebildet. Die koncentrische Schichtung ist vollständig verschwunden und nur die radiäre Streifung durchsetzt die sonst ganz homogene Masse der Zona radiata (Fig. 18). Eine Basalmembran (unsere Grenzschicht) der Zona ist auch jetzt noch, wie in den früheren Stadien, vorhanden, jedoch ist sie sehr dünn geworden. Die Streifung des Protoplasmas ist vollständig verschwunden.

Dass wir die Zona radiata im vorliegenden Fall als eine Dotterhaut und nicht etwa als ein Chorion anzusprechen haben, beweist die vollständige Abwesenheit eines Follikelepithels in der Umgebung der Oocyte. Zwar zeigen die besprochenen flachen Kerne in der Umgebung der Zellgruppe das Vorhandensein eines Follikels um die Nährzellgruppe an, aber keinesfalls schließt dies die Oocyte mit ein.

Die Zona radiata wird von der Oocyte abgeschieden. Dass es sich hier um eine richtige Sekretion und nicht um eine allmähliche Umwandlung des Ooplasmas handelt, dafür spricht die jederzeit scharfe Grenze zwischen diesem und der Zona radiata. Fände eine

Umwandlung statt, so würde ein allmählicher Übergang von der Struktur des Plasmas zu der strukturlosen Masse der Zona radiata vorhanden sein. Andererseits spricht auch die in jüngeren Stadien vorhandene Schichtung der Zona radiata dafür und die streifige Struktur des peripheren Ooplasmas scheint mir auch auf eine sekretorische Thätigkeit der Oocyte hinzuweisen.

Die Ausbildung der Dotterhaut als Zona radiata ist eine sehr verbreitete Erscheinung und findet sich bei Echinodermen, Würmern, Mollusken und vor Allem bei den Wirbelthieren. Wir verweisen in dieser Hinsicht ebenfalls auf die von KORSCHELT und HEIDER (p. 271 ff.) gegebene Darstellung.

Recht gleichartig scheint die Zona radiata, die BROCK (5) in seiner Arbeit über die Geschlechtsorgane der Knochenfische beschreibt, in ihrer Bildung mit dem Gebilde zu sein, das ich bei *Onuphis* als Zona radiata bezeichnete. Bei den von BROCK beschriebenen Formen besitzen die Eier jedoch einen Follikel, dessen Epithel sogar Fortsätze durch die Poren der Zona radiata hindurchsenden soll.

Von vorn herein schien es also nicht ausgeschlossen, dass es sich hier bei der Zona radiata nicht um eine Dotterhaut, sondern um eine Abscheidung des Follikelepithels handelt, wie auch thatsächlich bei der Beschreibung dieser Hülle an Wirbelthiereeiern die Auffassung als Chorion wiederholt vertreten wurde, während man jetzt wohl ziemlich allgemein der Ansicht ist, dass die Bildung der Zona radiata auch der Wirbelthiereier vom Ei ausgeht. Ich verweise nur auf die Arbeiten von WALDEYER, KÖLLIKER, BALFOUR, BROCK, EIMER, E. L. MARK, EIGENMANN, GIACOMINI, PALADINO, sowie auf die neue zusammenfassende Darstellung von KORSCHELT und HEIDER.

Auch eine ähnliche Randschicht des Ooplasmas von streifigem Bau, wie ich sie von *Onuphis* beschrieb, ist an Wirbelthieren wiederholt zur Beobachtung gelangt [GEGENBAUR (17), EIMER (15), BROCK (5)] und es ist sehr wahrscheinlich, dass sie nicht, wie man vermuthet hat, mit den Fortsätzen der Follikelzellen, sondern vielmehr mit der Vorbereitung zur Abscheidung der Zona radiata zusammenhängt.

Wie erwähnt, kommt eine Zona radiata auch nicht selten an den Eiern wirbelloser Thiere vor und dürfte dann ihre Entstehung ebenfalls vom Ei aus nehmen.

Dies gilt z. B. nach GEROULD (17a) von der Eihülle der Holothurien, die bekanntlich eine Zona radiata darstellen kann. Eigenartig wird dieselbe von CRETY (12) bei den von ihm beobachteten Holothurieneiern aufgefasst, indem hier die radiäre Streifung der Ausdruck der vom

Follikelepithel abgegebenen feinkörnigen Nährsubstanz sein würde (*Holothuria Poli* und *tubulosa*). Dementsprechend tritt die radiäre Streifung später zurück und die ganze Zona radiata verliert überhaupt an Umfang.

Nach HAMANN's Angabe soll dieselbe übrigens bei Holothurien direkt als Abscheidung des Follikels entstehen, was wohl nicht wahrscheinlich ist und auch mit den Angaben der anderen Autoren nicht vereinbar ist. Bei *Onuphis* liegen die Verhältnisse, wie schon erwähnt, in so fern günstiger als ein Follikelepithel um die Oocyte nicht vorhanden ist und über die Natur der Zona radiata als Dottermembran also kein Zweifel entstehen kann.

Das Keimbläschen.

Das Keimbläschen unterscheidet sich bei Beginn der Differenzirung nur wenig von den Nährzellkernen. Es ist etwas größer und heller als diese und die Chromatinbrocken liegen in ihm weitläufiger zerstreut (Taf. XVII Fig. 5). Während das Ei wächst, vergrößert sich auch das Keimbläschen. An seiner Peripherie tritt eine Anzahl von stark färbbaren Brocken auf (Taf. XVII Fig. 6) und im Inneren ein großer, sich intensiv färbender Keimfleck (Taf. XVII Fig. 11). Der Keimfleck scheint später wieder in eine Anzahl (fünf bis sieben) kleinerer Nucleolen zu zerfallen; jedenfalls findet man diese dann in solcher Anzahl vor.

4. Schicksal der Nährzellen.

Zu der Zeit, in welcher die Oocyte die Größe der Nährzellgruppe erlangt hat, erreicht diese letztere ihre höchste Entwicklung. Mit dem weiteren Wachsthum der Oocyte nimmt die Nährzellgruppe allmählich an Umfang ab. Die frei in der Leibeshöhlenflüssigkeit schwimmende Oocyte bedarf ihrer nicht mehr. Wenn das Ei seine vollständige Ausbildung erreicht hat, werden die Nährzellen abgestoßen. Man kann diese Loslösung leicht beobachten, wenn man eine große Oocyte mit ihrer Nährzellgruppe unter dem Deckglas einem gelinden Druck aussetzt. Bei der Präparation und auch auf Schnitten begegnet man häufig solchen losgelösten Nährzellgruppen, die allmählich degeneriren.

5. Litteratur zum Abschnitt Eibildung bei Onuphis.

1. E. A. ANDREWS, Reproductive Organs in Diopatra. Journ. Morph. Boston. Vol. V. 1891. p. 113—122. Pl. VII, VIII.
2. F. M. BALFOUR, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Jena 1880.

3. F. M. Balfour, A monograph of the development of Elasmobranch fishes. 1878. (Memorial edition. Vol. I and IV. 1885.)
4. F. Braem, Zur Entwicklungsgeschichte von Ophryotrocha puerilis Mecz. Diese Zeitschr. 1893. Bd. LVII. p. 187—223. Taf. X, XI.
5. J. Brock, Beiträge zur Anatomie und Histologie der Geschlechtsorgane der Knochenfische. Morph. Jahrb. Bd. IV. 1878. p. 505—572. Taf. XXVIII, XXIX.
6. C. Chun, Die pelagische Thierwelt in größeren Meerestiefen und ihre Beziehungen zur Oberflächenfauna. Bibl. zool. (Chun u. Leuckart) Heft. I. 1888. 66 pag. 4 Taf.
7. E. Claparède, Glanures zootomiques parmi les annélides de Port Vendres. (Pyrénées orientales.) Mémoires de la société de Physique et d'histoire naturelle de Genève. Tome XVII. p. 463—600. 18 Taf.
8. Derselbe, Les Annélides chétopodes du Golfe de Naples. Mémoires etc. Tome XIX. 1868. p. 313—584. 16 Taf.
9. Derselbe, Les Annélides etc. (seconde partie). Mémoires etc. Tome XX. p. 1—225. Taf. XVII—XXXI.
10. Derselbe, Les Annélides etc. (supplément). Mémoires etc. Tome XX. p. 365—542. Taf. I—XIII.
11. Derselbe, Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte wirbelloser Thiere. An der Küste der Normandie angestellt. p. 220. 18 Taf. Leipzig 1863.
12. C. Crety, Contribuzione alla conoscenza dell' ovo ovarico. Ricerche Lab. Anat. Roma. Vol. IV. 1895.
13. E. Ehlers, Die Borstenwürmer. Leipzig 1864.
14. C. H. Eigenmann, On the egg membranes and micropyle of some osseous fishes. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. Vol. XIX. 1890.
15. Th. Eimer, Untersuchungen über die Eier der Reptilien. Arch. für mikr. Anat. VIII. Bd. 1872.
16. J. H. Fullarton, On the generative Organs and products of Tomopteris onisciformis. Zool. Jahrb. Morph. Abth. VIII. Bd. 1895.
17. C. Gegenbaur Über den Bau und die Entwicklung der Wirbelthiereier mi. partieller Dottertheilung. Müll. Archiv. 1861.
17a. J. H. Gerould, The anatomy and histology of Caudina. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. Vol. XXIX. 1896.
18. E. Giacomini, Contributo all' istologia dell' ovario dei Selaci. Ricerche fatte nel laboratorio di anatomia normale della università di Roma. Roma 1895—1896.
18a. O. Hamann, Beiträge zur Histologie der Echinodermen. I. Die Holothurien. Jena 1884.
19. I. Ijima, On the origin and growth of the eggs and egg-strings in Nephelis etc. Quart. Journ. Vol. XXII. 1882.
20a. E. Korschelt, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrb. Anat. Abth. III. Bd. 1889.
20b. Derselbe, Über Ophryotrocha puerilis Clap. Metschn. und die polytrochen Larven eines anderen Anneliden (Harpochaeta cingulata nov. gen. nov. spec.). Diese Zeitschr. LVII. Bd. 1893. p. 224—289. Taf. XII—XV.
20c. Korschelt u. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgescht Allgem. Theil. I. u. II. Aufl. Jena 1902.

21. H. LUDWIG, Über die Eibildung im Thierreich. Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut Würzburg. Bd. I. 1874.
21a. E. L. MARK, Studies on Lepidosteus. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. Vol. XIX. 1890.
22. E. MEYER, Studien über den Körperbau der Anneliden. Mitth. Zool. Stat. Neapel. VII. Bd. 1886—1887.
23. ED. PRINCE, On the Ova of Tomopteris onisciformis. Rep. 57 Meet. Brit. Ass. Adr. Sc. p. 769 (71).
24. G. PALADINO, I ponti intercellulari tra l'uovo ovarico e le cellule follicu-lari e la formazione della Zona pellucida. Anat. Anz. V. Bd. 1890.
25. G. RETZIUS, Die Intercellularbrücken des Eierstockes und der Follikelzellen, sowie die Entwicklung der Zona pellucida. Hygiea. (Festschr.) 1890 u. Verh. d. Anat. Ges. Berlin. 1889.
26. K. SEMPER, Eibildung von Thalassema. (Citirt von H. LUDWIG.) Die Eibil-dung im Thierreich. p. 53.
27. S. W. SPENGEL, Beiträge zur Kenntnis der Gephyreen. 1. Die Eibildung, die Entwicklung und das Männchen von Bonellia. Mitth. Zool. Station Neapel. I. Bd. 1879.
28. H. STAUFFACHER, Eibildung und Furchung bei Cyclas cornea L. Jena 1898.
29. F. VEJDOVSKÝ, Beiträge zur Kenntnis der Tomopteriden. Diese Zeitschr. XXXI. Bd. 1878.
30. Derselbe, Über die Eibildung und die Männchen von Bonellia viridis. Idem. XXXI. Bd. 1878.
31. W. WALDEYER, Eierstock und Ei. Leipzig 1870.
32. W. M. WHEELER, The sexual phases of Myzostoma. Mitth. Zool. Station Neapel. XII. Bd. 1897.

II. Über die Eibildung in der Zwitterdrüse von Hesione sicula.

Von *Hesione sicula* konnte ich leider, da ich die Untersuchungen erst später vornahm, nur konservirtes Material studiren, doch wäre es wünschenswerth gewesen, auch das lebende Objekt heranzuziehen, um ein abschließendes Urtheil über einige Punkte zu gewinnen, die ich an meinem Material nicht mit völliger Sicherheit zu entscheiden vermochte. Ich denke hier besonders an die Beziehungen des Blutgefäßsystems und des Peritonealepithels zu den Geschlechtsorganen.

1. Vertheilung der Geschlechtsorgane und Beziehung derselben zum Körper.

Beim Öffnen des Wurmes von der Dorsalseite fällt eine Anzahl schlauchförmiger Gebilde auf, die gruppenweise vom 6.—16. Segment zu beiden Seiten der ventralen Medianlinie liegen. Von einem Mittelpunkte aus, der genau über der Ansatzstelle eines Parapodiums liegt, strahlen die Schläuche nach allen Seiten aus. In den Schläuchen erkennt man Eier von verschiedener Größe. Der ganze Raum zwi-

schen den Eiern wird von einer körnigen Masse ausgefüllt, die, wie wir sehen werden, aus Samenzellen besteht.

Die ganze Zwitterdrüse, denn dass es eine solche ist, hat schon EISIG gezeigt, wird von einem hellen Strang durchzogen, dem Blutgefäß, das sich am proximalen Theil von einem Hauptstamme abzweigt und an dem distalen Ende wieder aus der Zwitterdrüse austritt. An der Austrittstelle ist das Blutgefäß so zart, dass es bei der Präparation trotz der größten Vorsicht meist abreißt. Eine derartige Umlagerung der Blutgefäße durch die Keimzellen bezw. eine Entstehung der letzteren in der Umgebung von Blutgefäßen wird auch sonst bei Anneliden beobachtet, ich erinnere z. B. an die von FAUVEL für *Ampharete*, sowie von MALAQUIN für *Haplosyllis* gegebene Darstellung. Auch hier liegen die jüngeren Keimzellen der Wand des Blutgefäßes näher an, die älteren weiter von ihm entfernt.

An gefärbten Totalpräparaten sieht man jedoch stets ein kleines Stück des abgerissenen Blutgefäßes über das distale Ende der Zwitterdrüse hinausragen (Taf. XVIII, Fig. 27). Auch an Schnittserien durch das Ende der Zwitterdrüse gelang es mir, das Austreten des Blutgefäßes nachzuweisen (Taf. XVII, Fig. 20).

CLAPARÈDE und EISIG halten das centrale Blutgefäß für ein blind endigendes Divertikel des Blutgefäßsystems, EISIG spricht speciell von einem Divertikel der Wundernetze, die oberhalb der Parapodien liegen und zwischen die Arterien und die in das Bauchgefäß mündenden Venen eingeschaltet sind.

An meinem Material konnte ich den Verlauf dieses Wundernetzes nicht feststellen. Ich vermuthe jedoch, dass es sich nicht um ein blindes Divertikel desselben handelt, denn in einem solchen müsste der Blutstrom sich stauen, sondern dass man es nur mit einer Schlinge des Wundernetzes zu thun hat. Das große Blutgefäß traf ich an Querschnitten durch die Körperwand und Längsschnitten durch die Zwitterdrüsen stets quer getroffen, es verläuft also in der Längsrichtung des Thieres; von ihm zweigen sich die einzelnen Gefäße, welche die Zwitterdrüsen durchziehen, ab.

Dieser längsziehende Gefäßstamm ist durch ein Ligament mit der Leibeshöhlenwand verbunden. Dieses Ligament erscheint meist nur als eine dünne Membran, manchmal erweitert es sich jedoch an der Basis und zuweilen auch weiter oben nach dem Gefäß zu. In diesen Erweiterungen liegen blasig strukturirte Hohlräume.

Ich vermuthe, dass wir elastische Fasern vor uns haben, die das Ligament durchziehen und aussteifen, kann dies aber nicht mit

Bestimmtheit behaupten, da, wie gesagt, mein Material hierfür nicht ausreichte.

2. Bau der Zwitterdrüse und Vertheilung der Keimzellen.

Die Achse der Zwitterdrüse wird von dem Blutgefäß gebildet. Die langgestreckten flachen Kerne seiner Wandung sind besonders deutlich in Längsschnitten sichtbar (Taf. XVII, Fig. 20, 21). Nach außen zu wird das Blutgefäß von dem Peritonealepithel umkleidet, dann folgen junge Ei- und Spermazellen, denen sich noch weiter nach außen zu immer ältere Genitalprodukte anschließen (Taf. XVIII, Fig. 23). Umkleidet wird das ganze Gebilde von einem flachzelligen Epithel, dessen platte Kerne in Fig. 23 und Fig. 26 Taf. XVIII deutlich erkennbar sind. Eisig giebt an, dass die ganze Zwitterdrüse von keinerlei Hülle umgeben ist und sowohl Eier wie Spermatozoen frei in die Leibeshöhle hineinragen. Dies bezieht sich vielleicht auf ältere Ausbildungsstufen der Zwitterdrüse, in den früheren, von mir untersuchten Stadien ohne die ausgebildeten Spermatozoen war die erwähnte äußere Bekleidung wie gesagt in der oben angegebenen Weise vorhanden.

An der Verzweigungsstelle des Blutgefäßes und noch eine kurze Strecke an diesem hinauf, findet man regelmäßig nur männliche Keimzellen, die alle ungefähr auf ein und derselben Entwicklungsstufe stehen (Taf. XVII, Fig. 21, Taf. XVIII, Fig. 27). Weiter nach oben sind Eier und Spermazellen in verschiedenen Ausbildungsstadien vorhanden, welche in Längsschnitten, besonders aber in Querschnitten, eine gruppenweise Anordnung zeigen (Taf. XVIII, Fig. 22, 23).

Es rührt diese Anordnung von einer Art Acinus- oder Follikelbildung her, indem von dem das Blutgefäß umkleidenden Epithel zarte Scheidewände mit einigen, sich sofort durch ihr verschiedenes Aussehen von den Spermazellen unterscheidenden Kernen nach dem Überzugsepithel ziehen und so die Gruppen, welche von Ei- und Samenzellen gemeinschaftlich gebildet werden, von einander trennen (Taf. XVIII, Fig. 26 *f.w*).

3. Entstehung und weitere Ausbildung der Eier.

Wie wir sahen, liegt um das Blutgefäß ein Epithel, dessen große Kerne noch keine Spur von irgend welcher Differenzirung zeigen. Aus diesem gemeinsamen Mutterboden bilden sich nun, wie schon Eisig beobachtete, gleichzeitig Spermazellen und Oocyten. Taf. XVIII, Fig. 25 zeigt den Übergang der dicht am Blutgefäße liegenden indifferenten

Keimzellen zu Spermazellen. Je weiter nach außen die Spermafollikel liegen, desto mehr nähern sich die verschiedenen Zellelemente ihrer Ausbildung (Taf. XVIII, Fig. 22, 23). Taf. XVIII, Fig. 24 zeigt eine noch ziemlich junge Oocyte. Solche junge Oocyten konnte ich an den von mir untersuchten Objekten nur verhältnismäßig selten beobachten und daher gelingt es auch nicht leicht, den Übergang von den indifferenten Keimzellen zu den jungen Oocyten festzustellen, doch kann sich derselbe offenbar nur hier an dieser Stelle vollziehen. In der jungen Oocyte liegt bereits der große helle Kern mit einem verhältnismäßig großen Nucleolus; das Ooplasma ist noch sehr wenig umfangreich. Keimbläschen und Keimfleck nehmen an Größe zu, jedoch langsamer als die Oocyte. Diese zeigt häufig eine längliche oder auch birnförmige Gestalt (Taf. XVIII, Fig. 22), wie sie EISIG beschreibt. Jedoch konnte ich niemals beobachten, dass die Oocyte mit einem Stiel der Blutgefäßwand ansaß.

Meist liegen in den älteren Eiern die Keimbläschen nach dem Blutgefäß zu, was wohl mit der Ernährung des Eies vom Blutgefäß aus zusammenhängt, und in der Weise aufzufassen ist, wie KORSCHELT dies von den Eizellen vieler Thiere in seinen Beiträgen zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns (1889) beschrieb.

Den Keimfleck älterer Eier findet man häufig aus einer dunkelgefärbten und einer helleren Hälfte zusammengesetzt (Fig. 23), er zeigt also ein ähnliches Verhalten, wie es neuerdings (1899) von OBST bie Lamellibranchiaten und anderen Thierformen eingehend untersucht wurde.

Selbst die ältesten Eier, die ich vor mir hatte und welche das Überzugsepithel bereits vorbuchteten, zeigten noch keine Spur irgend welcher Eihülle. Weiter möchte ich hier auf das Verhalten der Geschlechtsprodukte in der Zwitterdrüse von *Hesione* nicht eingehen, hoffe jedoch später noch eingehende Mittheilungen darüber machen zu können, da es meine Absicht ist, die begonnenen Untersuchungen über die Genitalorgane der Anneliden weiter fortzusetzen.

Was das eigenartige Verhalten der *Hesione* hinsichtlich der gleichzeitigen Entstehung von männlichen und weiblichen Genitalzellen in derselben Keimdrüse betrifft, so wird dasselbe gelegentlich auch bei anderen Anneliden angetroffen, wenn es auch im Ganzen recht selten ist. So giebt es EISIG auch kurz von *Tyrrhena* an und KORSCHELT beschrieb ein ähnliches Verhalten von *Ophryotrocha puerilis*. Bei den letztgenannten Anneliden kann übrigens durch frühzeitigere Ausbildung der männlichen Geschlechtszellen eine Proterandrie ein-

treten und Ähnliches kommt auch bei anderen Formen vor (*Myzostoma* nach WHEELER, *Stichostemma* nach MONTGOMERY). Auf diese und die bekannten Verhältnisse derjenigen anderen Thierformen, bei denen männliche und weibliche Zellen in derselben Geschlechtsdrüse neben einander vorkommen, möchte ich hier nicht weiter eingehen, sondern ebenfalls auf die im Allg. Theil des Lehrbuches von KORSCHELT und HEIDER (p. 365 ff.) gegebene Darstellung verweisen.

4. Litteratur zu dem Abschnitt über die Eibildung von Hesione.

1. J. F. BABOR, Ein Beitrag zur Geschlechtsmetamorphose. Verh. K. K. zool. Bot. Ges. Wien. 1898.
2. E. CLAPARÈDE, Les Annélides Chétopodes du Golfe de Naples. Genève et Bâle 1868.
3. H. EISIG, Über das Vorkommen eines schwimmblasenähnlichen Organs bei Anneliden. Mitth. Zool. Station Neapel. II. Bd. 1881.
4. P. FAUVEL, Recherches sur les Ampharétiens etc. Bull. scient. France Belg. Tome XXX. 1897.
5. E. KORSCHELT, Über Ophryotrocha puerilis Clap. Metschn. und die polytrochen Larven eines anderen Anneliden (Harpachaeta cingulata nov. gen. nov. spec.).
6. A. MALAQUIN, Recherches sur les Syllidiens. Mém. Soc. Sc. Lille 1893.
7. TH. MONTGOMERY, Stichostemma Eilhardi. Diese Zeitschr. LIX. Bd. 1895.
8. P. OBST, Untersuchungen über das Verhalten der Nucleolen bei der Eibildung einiger Mollusken u. Arachnoïden. Diese Zeitschr. Bd. LXVI. 1899.
9. W. M. WHEELER, The sexual phases of Myzostoma. Mitth. Zool. Station Neapel. XII. Bd. 1897.

III. Beiträge zur Kenntnis der Eibildung bei den Cephalopoden.

1. Entstehung und Ausbildung der Eier.

Die folgenden Angaben über die Entstehung der Oocyten bei Cephalopoden beziehen sich auf die Decapoden, von denen namentlich die jungen Ovarien von *Illex coindetii* sehr klare Verhältnisse aufwiesen. Das bindegewebige Stroma des Ovariums, in welchem Oocyten der verschiedensten Ausbildungsstadien liegen, wird von einem flachzelligen Epithel überzogen, dem Überzugsepithel der Leibeshöhlenwandung (Fig. 28 *ü.e*). Dieses Epithel ist die eigentliche Keimstätte der jungen Oocyten; einzelne seiner Zellen nehmen ein von den übrigen abweichendes Aussehen an; ihr Kern vergrößert sich, indem das Chromatin desselben sich in gröberen Körnchen der Wandung anlegt, während das Innere heller und fast körnchenfrei erscheint, nimmt er das blasse Aussehen der Kerne junger Keimzellen an (Fig. 29 ei_1). Starke Veränderungen des Kernes in der folgenden Wachsthumsperiode verleihen der Zelle sodann das normale Aussehen

junger Oocyten, der Kern vergrößert sich stark, wird hell bläschenförmig und zeigt im Inneren einen dunkleren Kernkörper. Das Ooplasma ist gleichfalls weit umfangreicher geworden, es buchtet sich in das Innere des Eierstocksstromas vor (Fig. 29 ei_2), und löst sich endlich, nachdem es eine bestimmte Größe erreicht hat, sammt einigen anhaftenden Zellen des Überzugsepithels von diesem ab und wandert in das Eierstocksstroma hinein (Fig. 29 ei_3), in welchem es nun die ovarialen Eihüllen erhält, während Ooplasma und Eikern selbst eine Reihe weiterer Veränderungen durchmachen.

Ganz ähnlich verhält sich in Bezug auf die Eibildung *Sepiola rondeletii*, nur waren die Verhältnisse hier in Folge der stärkeren Falten der Ovarialwandung nicht so klar zu übersehen, an günstig getroffenen Stellen war jedoch ohne Weiteres der gleiche Zusammenhang jüngster Oocyten mit dem Überzugsepithel, ihr allmähliches Wachsthum und schließliche Loslösung zu beobachten.

Diese Darstellung der Eibildung bei Decapoden bestätigt den von Brock in Form einer Vermuthung ausgesprochenen Gedanken einer epithelialen Entstehung der Eier von *Argonauta argo*. Das Keimepithel wirklich nachzuweisen, gelang allerdings auch Brock eben so wenig wie seinen Vorgängern, die ohne Weiteres eine Entstehung der Eier aus den tieferen Lagen des Bindegewebsstromas annehmen, eben so wie Brock selbst in seiner ersten Abhandlung.

Bei der weiteren Ausbildung der Oocyte kommen vor Allem die Verhältnisse des Keimbläschens und Keimfleckes in Betracht. Derselbe war bei *Illex coindetii* zunächst in der Einzahl vorhanden; in älteren Stadien sind in der Regel mehrere zu sehen (Fig. 29 ei_3), welche die verschiedensten Stadien gegenseitiger Verschmelzung aufweisen. Noch komplicirtere Verhältnisse zeigt *Sepiola rondeletii*.

Auf jüngeren Stadien finden sich auch in der Regel mehrere gleich dunkel und homogen gefärbte Nucleolen, auf etwas älteren Stadien werden dieselben bläschenförmig, während zugleich noch eine Anzahl kleiner homogener Kernkörperchen in wechselndem Verhältnis hinzutreten (Fig. 30). Daneben erscheinen sie öfter, namentlich auf den älteren Stadien, stark vacuolisirt (Fig. 31, 32), um sich endlich völlig in der Substanz des Keimbläschens aufzulösen, wie der blasse Kernkörper von Fig. 32 anzudeuten scheint. Wieder anders liegen die Verhältnisse bei *Eledone moschata*. Wir treffen hier ganz ähnliche vacuolisirte Nucleolen an, wie sie soeben von *Sepiola* beschrieben wurden, später verschmelzen dann diese zahlreichen kleineren Vacuolen zu einer einzigen größeren, welche den größten Theil

des Nucleolus einnimmt und ihn so als ein Bläschen erscheinen lässt (Fig. 33). Neben dem sich stärker färbenden Nucleolus tritt aber auf diesen Stadien fast stets noch ein zweiter hinzu, der ein völlig homogenes blasses Aussehen zeigt. Manchmal erscheint der erstere wie eingedrückt und bietet so auf dem Schnitt eine halbmondförmige Gestalt dar, von der ich es jedoch dahingestellt lassen möchte, ob sie nicht möglicherweise durch die Konservirung hervorgerufen ist (Fig. 34).

Wiederholt wurde bereits eine größere Zahl von Nucleolen in den jungen Eiern der Cephalopoden beobachtet, so von BROCK bei *Sepia officinalis* und *Argonauta argo*, am eingehendsten hat die wechselnden Strukturverhältnisse des Keimbläschens VIALLETON bei *Sepia officinalis* behandelt. Er fand eine beträchtliche Anhäufung größerer und kleinerer Granulationen und Kügelchen in dem Keimbläschen, die sich durch Zerfall in feinste Körnchen auflösen und der Chromatinsubstanz entsprechen sollen.

Während der Ausbildung der Follikelfalten wächst sodann das Keimbläschen allmählich immer mehr heran und verschiebt sich, von einem Hofe dichteren Protoplasmas umgeben, nach dem freieren, spitzeren Ende des Eies. Es besitzt bis zu dieser Zeit noch eine eigene, deutliche Kernmembran, die bei beginnender Rückbildung der Falten undeutlich wird und schließlich schwindet. Bei Eiern, die ihren Follikel bereits verlassen haben, ist von dem Keimbläschen als solchem nichts mehr zu sehen, es scheint somit bereits in die Spindelbildung zur Ausstoßung der Richtungskörperchen übergegangen zu sein. Die letzteren Beobachtungen stimmen im Ganzen mit den bisherigen Untersuchungen über diese Verhältnisse überein.

2. Ausbildung der Hülle des Eierstockseies.

Wir sahen, wie die jungen Oocyten von *Illex coindetii* und *Sepiola rondeletii* beim Überwandern aus dem Keimepithel in das Eierstocksstroma einige Zellen des Überzugsepithels mit sich nahmen. Dieselben legen sich dicht dem einen Pole des Ooplasmas an (die weiteren Ausführungen gelten für die Eier von *Sepiola rondeletii*), bilden Anfangs nur zwei bis vier sich dunkel färbende Zellen (Fig. 30 *f.k*), theilen sich aber sehr bald lebhaft (Fig. 31 *f.k*) und bilden so schließlich ein einfaches, sehr flaches Epithel, welches das Ei von einem Pol zum anderen umwächst (Fig. 32 *f.k*), und als Follikelepithel allseitig umhüllt.

Je enger die Kerne desselben sich nunmehr in Folge der regen

Theilung an einander drängen, desto mehr geben sie ihre abgeflachte Form auf und gestalten sich zu einem kubischen Epithel um, welches nun eng das Ei umschließt. Auch dieser Process schreitet von einem zum anderen Pole fort, wie es deutlich die Fig. 36 auf Taf. XVIII von *Eledone moschata* zeigt, und wie es bereits von früheren Autoren, vor Allem von BROCK, eingehender geschildert wurde, Hiermit ist die Vermehrung der Zellen jedoch noch nicht beendet. sie geht offenbar so weit, dass sie in der Peripherie des Eies keinen Platz mehr finden und in Folge dessen unter Faltenbildung in das Innere des Eiplasmas eindringen. Diese Einbuchtungen sind zunächst nur flach, bald aber werden sie tiefer, nehmen gleichzeitig an Zahl beträchtlich zu und durchziehen schließlich nach allen Richtungen hin das Ei (Fig. 38 *f.k*), wie dies ja seit KÖLLIKER's und RAY LANKESTER's Untersuchungen schon bekannt ist und in der Folgezeit des öftern bestätigt wurde. Bald dringen auch Verzweigungen der Blutgefäße in die Falten ein, wie dies Fig. 39 (Taf. XIX) von *Loligo vulgaris* deutlich erkennen lässt; sie dienen wohl zur Ernährung der Oocyten.

Das Follikelepithel stellt jedoch keineswegs die einzige Hülle der Oocyten im Ovarium dar, neben dieser epithelialen Zellenlage umgeben sehr bald noch mehrere bindegewebige Hüllen die heranwachsende Oocyte. Sie leiten sich ab aus Bindegewebszellen des Stromas sowie aus Theilen der Ovarialwandung. Wir sahen oben, wie die Oocyten aus dem Keimepithel zunächst in das Eierstocksstroma hineinwachsen; sowie sie eine gewisse Größe erreicht haben, wird ihnen der Raum hier zu eng, sie beginnen sich nunmehr, umgekehrt zu dem früheren Verhalten, nach außen, d. h. in das Lumen des Eierstocks vorzubuchten und drängen dabei naturgemäß sowohl das Bindegewebe des Stromas sowie auch das Überzugsepithel des Ovariums vor sich her, diese umgeben somit die Oocyte in zwei neuen Zellenlagen, die nach innen hin durch einen Stiel, dem der Eifollikel aufsitzt, mit dem eigentlichen Ovarium verbunden bleiben. Im Einzelnen gestaltet sich dieser Process etwas komplicirter. Ich gebe zunächst in Fig. 35 das an die oben besprochenen Bilder anschließende Stadium von *Sepiola rondeletii*. Wir sehen, wie die vorgebuchtete Oocyte außer von den dicht anliegenden Follikelzellen (*f.k*) noch von einer zweiten Hülle (*ü.e*) überzogen ist, deren Kerne ebenfalls sehr stark abgeflacht sind und die nichts Anderes darstellt als das nach außen vorgedrängte Überzugsepithel des Ovariums. Der Stiel, auf welchen sich dieses Überzugsepithel fortsetzt, ist erfüllt von Bindegewebszellen und diese beginnen sich allmählich zwischen Follikel-

zellen und Überzugsepithel einzuschieben, so dass auf diese Weise eine neue, dritte Hülle hinzutritt. Wir wollen diesen Vorgang etwas näher betrachten an den Oocyten von *Eledone moschata*, bei welcher in dem Stadium von Fig. 36 das Follikelepithel und Überzugsepithel bereits deutlich ausgebildet ist und einige Bindegewebszellen schon weit zwischen diesen beiden Hüllen vorgedrungen sind (*b*).

Die Vollendung dieses Processes zeigt nun Fig. 37, wo diese mittlere, von Bindegewebszellen des Stieles und mithin des Eierstocksstromas abstammende Zellenlage bereits völlig das Ei umwachsen hat, und überall mit seinen zunächst noch wenig zahlreichen, heller gefärbten, flachen Kernen zwischen innerer und äußerer Hülle zu beobachten ist (*b*). Am Stiele ist eine bemerkenswerthe Differenzirung in so fern eingetreten, als das Überzugsepithel desselben sich zu einem dicht gedrängten, kubischen Epithel umgewandelt hat, wie es auf den älteren Stadien (Fig. 38) stets anzutreffen ist.

Hiermit sind die typischen drei Eihüllen der Ovarialeier bei den Cephalopoden gegeben, im Einzelnen erleiden dieselben nun noch mancherlei Modifikationen. Die Faltenbildung des Follikelepithels ist oben bereits besprochen worden, mit ihr im engen Zusammenhang steht eine starke Ausdehnung der mittleren Bindegewebsschicht, in so fern diese sich stark verdickt, mit ihrer Zellenmasse in die Hohlräume der Falten zugleich mit den Blutgefäßen eindringt und dieselben ausfüllt (Fig. 38 *b*). Nach außen erscheint sie deutlich gegen das ebenfalls modificirte Überzugsepithel abgegrenzt; man findet nunmehr eine höchst zellenreiche mächtige äußere Hülle um die Oocyte (Fig. 38).

Die ovarialen Eihüllen sind bereits wiederholt Gegenstand eingehendster Darstellung gewesen. Ray Lankester unterschied zwei Hüllen, eine innere und eine äußere Kapselmembran, von denen erstere das Follikelepithel bildet, letztere die bindegewebigen äußeren Hüllen darstellt, Ussow bezeichnete dieselben Hüllen als Membrana granulosa und Theca folliculi. Erst Brock gab eine schärfere Unterscheidung der einzelnen Hüllen, auch nach ihrer Entstehung, indem er die äußere Bindegewebshülle außen durch ein besonderes Epithel, das Kapselepithel, abgrenzt; namentlich an der Abbildung, die er von einem jungen Ei von *Argonauta argo* giebt, lässt sich sehr klar die Scheidung der äußeren bindegewebigen Schicht in das Kapselepithel, welches dem Überzugsepithel des ganzen Ovariums entspricht, und in die eigentliche Bindegewebslage, die dem Stroma des Stieles und somit des ganzen Ovariums zugehört, verfolgen. Auch schildert er

bei Octopoden, wie das auf den Stiel sich fortsetzende äußere Kapselepithel hier bald in ein einschichtiges kubisches Epithel mit großen Kernen übergeht, ganz entsprechend meiner obigen Darstellung von *Eledone moschata*.

3. Bildung des Chorions.

Alle diese bisher geschilderten Eihüllen bilden jedoch die Hülle des Eies nur so lange, als dasselbe am Eierstock festsizt, sobald es sich von demselben loslöst bleiben dieselben zurück, und an ihre Stelle ist eine neue Hülle getreten von fester, homogener Beschaffenheit, das Chorion. Dieses bildet sich als Abscheidungsprodukt des Follikelepithels in einer sehr charakteristischen Weise, die von der bei anderen Thieren beobachteten Form der Chorionbildung ziemlich verschieden ist. Wenn die Faltenbildung des Follikels den höchsten Grad ihrer Entwicklung bereits überschritten hat, und die Dotterschollen in das Ooplasma bereits abgeschieden sind, erscheinen in der Oocyte, dem Follikel dicht anliegend, kleine, stark lichtbrechende Körnchen, die sich gegenüber den Dotterschollen durch ihre starke Färbbarkeit auszeichnen, indem sie durch Eisenhämatoxylin eine tiefschwarze Färbung annehmen (Taf. XIX, Fig. 40 *ch*). Diese Körnchen, die zunächst sehr klein und weniger zahlreich sind, nehmen an Zahl und Größe stetig zu, und bilden schließlich zwischen Dotter- und Follikelepithel (auf Schnitten) eine Reihe perlschnurartig an einander gereihter Kügelchen (Fig. 41 *ch*), die nun immer enger an einander rücken, förmlich mit einander verfließen und so schließlich einen kontinuirlichen Streifen auf dem Schnitte darstellen, dessen Zusammensetzung und Entstehung aus mit einander verschmelzenden Körnchen sich noch deutlich zu erkennen giebt (Fig. 42 *ch*). Die bisherige Betrachtung galt für *Sepiola rondeletii*; in ganz der gleichen Weise spielt sich der Process auch bei *Loligo vulgaris* ab; in Fig. 44 ist ein Schnitt durch ein Ei dargestellt, dessen Chorion etwa den gleichen Bau aufweist, wie das zuletzt von *Sepiola* beschriebene, aber auch auf jüngeren Stadien verläuft der Process seiner Bildung in völlig analoger Weise.

Später verschwinden diese Spuren seiner ursprünglichen Zusammensetzung vollständig, das Chorion wird völlig homogen und bildet als solches nun die definitive Hülle des Eies. Besonders hervorheben möchte ich nochmals, dass der ganze Abscheidungsprocess des Chorions erst anhebt, wenn die Follikelfalten sich rückzubilden beginnen, und dass er etwa vollendet ist, nachdem die Falten sich

fast ganz zurückgezogen haben, wie es das Übersichtsbild von Fig. 43 deutlich erkennen lässt. Eine Verwechslung dieser Vorgänge mit der früher sich abspielenden Ausscheidung der Dotterschollen ist somit völlig ausgeschlossen, zumal letztere ja auch überall bereits nachzuweisen sind und in total verschiedener Weise auf die Farbstoffe reagiren.

Bemerkenswerth für die geschilderte Bildung des Chorions ist, dass es nicht wie sonst gewöhnlich in Form einer kontinuirlichen, zunächst sehr dünnen und Cuticula-ähnlichen Lage, sondern vielmehr in Gestalt einzelner Tröpfchen oder Körnchen auftritt, die sich erst später vereinigen und zusammenfließen, um nunmehr erst die kontinuirliche homogene Membran zu bilden, als welche das Chorion später erscheint.

Beobachtuugen über die Ausbildung des Chorions sind in der Litteratur nur spärlich vorhanden. RAY LANKESTER macht keine Angaben darüber. USSOW lässt es durch eine Abscheidung der Follikelzellen (seiner Membrana granulosa) entstehen, und zwar in mehreren, über einander gelagerten dünnen Schichten, die nach einander erhärten sollen. Und ähnlich beschreibt auch VIALLETON sein erstes Auftreten in Gestalt eines hyalinen Häutchens unmittelbar unter den Falten des Follikels. In wie fern die von USSOW beschriebene Eiweißausscheidung des Follikels, welche der Chorionbildung vorausgehen soll, mit der letzteren vielleicht in Zusammenhang steht, vermochte ich bisher nicht sicher zu entscheiden.

Während die Chorionausscheidung in Gang kommt, ist die vorher lebhafte Zelltheilung in den Follikelepithelzellen zurückgegangen. Da das Volumen des Eies immer noch zunimmt, die Falten des Follikelepithels jedoch zurückgehen, so werden dieselben auf mechanischem Wege aus dem Körper des Eies herausgezogen. Taf. XIX, Fig. 45 stellt ein Ei von *Illex coindetii* nach erfolgtem Verstreichen der Falten dar. Das Chorion folgt den sich ausglättenden Falten, muss also bis dahin sehr geschmeidig sein. Bevor jedoch eine vollständige Glättung der Oberfläche erfolgt, zerreißt das Ei seine ovarialen Hüllen und fällt in die Leibeshöhle, während die leeren Follikel als Corpus luteum zurückbleiben. Von RAY LANKESTER und USSOW wurde angenommen, dass die Follikelfalten vom Ei aufgenommen und resorbirt wurden, schon BROCK und VIALLETON wiesen die Annahme eines derartigen Vorganges zurück, zumal ihn ja schon die Gegenwart eines Chorions unmöglich macht.

Die freien Eier zeigen noch ziemlich lange auf ihrem relativ

dicken und glashellen Chorion die Abdrücke der Follikelfalten. An dem einen Pole tritt ein heller Fleck auf, welcher die Mikropyle darstellt, die sich inzwischen gleichfalls angelegt hat. Erst während das Ei durch den Uterus hindurchtritt, verschwinden sodann endlich auch die Faltenabdrücke und das Ei zeigt eine völlig glatte Oberfläche.

4. Litteraturverzeichnis zu dem Abschnitt über die Eibildung der Cephalopoden.

1. J. Brock, Die Geschlechtsorgane der Cephalopoden. Erster Beitrag. Diese Zeitschr. Bd. XXXII. 1879.
2. Derselbe, Zur Anatomie und Systematik der Cephalopoden. Idem. Bd. XXXVI. 1882.
3. A. Kölliker, Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Zürich 1844.
4. E. Ray Lankester, Contributions to the developmental History of the Mollusca. Philosophical transactions of the royal Society of London. 1875.
5. M. Ussow, Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. Archives de Biologie. Tome II. 1881.
6. Derselbe, Zoologisch-embryologische Untersuchungen. Troschel's Archiv f. Naturgeschichte. 40. Jahrgang. 1874.
7. L. Vialleton, Recherches sur les premières phases du développement de la seiche (Sepia officinalis). Annales des scienc. natur. Zool. VIIe sér. Tome VI. 1888.

Marburg, im Mai 1902.

Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Figuren sind unter Benutzung des Zeichenprismas hergestellt.

Erklärung der Buchstaben:

b, Bindegewebszellen;
bl.g, Blutgefäß;
ch, Chorion;
d, Dissepiment;
do, Dotter;
ei, Ei (Oocyte);
f.e, Follikelepithel;
f.k, Follikelkerne;
f.w, Follikelwand;
i.k, Kerne indifferenter Zellen;
K.b, Keimbläschen;
K.e, Kapselepithel;
K.fl, Keimfleck;
k.ü, Kern des Überzugsepithels;
l, Ligament;
n.z, Nährzelle;
o.p, Ooplasma;
sp.z, Spermazellen;
ü.e, Überzugsepithel;
z.r, Zona radiata.

Tafel XVII.

Fig. 1—19 *Onuphis tubicola*, Fig. 20 u. 21 *Hesione sicula*.

Fig. 1. Keimzellengruppen, noch am Dissepiment festsitzend. Vergr. 550.

Fig. 2. Freie Keimzellengruppe, deren Kerne sich zur Theilung anschicken. Vergr. 550.

Fig. 3. Keimzellengruppe, im Begriff sich durchzuschnüren. Vergr. 550.

Fig. 4. Freie, noch völlig indifferente Keimzellengruppe mit ihren Follikelkernen. Vergr. 400.

Fig. 5. Keimzellengruppe mit beginnender Differenzirung der Oocyte am einen Pole. Vergr. 400.

Fig. 6. Keimzellengruppe mit bereits ausgebildeter jungen Oocyte. Vergr. 400.

Fig. 7 u. 8. Wachsthum von Oocyte und Nährzellen. Vergr. 400.

Fig. 9. Große Oocyte mit anliegender Nährzellengruppe, die im Beginn der Degeneration steht. Vergr. 160.

Fig. 10 u. 11. Das Ooplasma ordnet sich vor Beginn der Ausscheidung der Zona radiata streifig an. Vergr. 1050.

Fig. 12—17. Bildung der Zona radiata an der Peripherie verschieden alter Oocyten (vgl. Text p. 8 und 9). Vergr. 1050.

Fig. 18. Fertig ausgebildete Zona radiata. Vergr. 800.

Fig. 19. Flächenbild der Zona radiata. Vergr. 1050.

Hesione sicula.

Fig. 20. Längsschnitt durch das distale Ende der Zwitterdrüse. Austritt des Blutgefäßes. Vergr. 160.

Fig. 21. Längsschnitt durch den proximalen Theil der Zwitterdrüse. Längsziehendes Hauptgefäß mit Verzweigungen. Vergr. 160.

Tafel XVIII.

Fig. 22—27 *Hesione sicula*, Fig. 28—33 *Cephalopoden.*

Fig. 22. Querschnitt durch die mittlere Region der Zwitterdrüse. Vergr. 150.

Fig. 23. Theil eines Querschnittes der Zwitterdrüse. Oocyten in verschiedenen Entwicklungsstadien. Vergr. 300.

Fig. 24. Theil eines Querschnittes der Zwitterdrüse. Keimepithel mit indifferenten Zellen und einer nur wenig differenzirten Oocyte. Vergr. 700.

Fig. 25. Entwicklung der Spermazellen aus indifferenten Zellen des Keimepithels. Vergr. 700.

Fig. 26. Theil eines Querschnittes der Zwitterdrüse und deutlich ausgeprägter Follikelwand, die vom Blutgefäß nach dem äußeren umkleidenden Epithel hinzieht. Vergr. 700.

Fig. 27. Totalbild zweier Zwitterdrüsen. Vergr. 40.

Fig. 28. Keimepithel eines jungen Ovariums von *Illex coindetii.* Vergr. 80.

Fig. 29. Keimepithel eines jungen Ovariums von *Illex coindetii* bei stärkerer Vergrößerung, die Entstehung und Loslösung der jungen Oocyten (ei_1—ei_3) zeigend. Vergr. 800.

Fig. 30 u. 31. Junge Oocyten von *Sepiola rondeletii* mit einigen anliegenden Follikelkernen. Im Keimbläschen sind mehrere Keimflecke von verschiedener Größe und Struktur vorhanden. Vergr. 425.

Fig. 32. Ältere Oocyte von *Sepiola rondeletii* mit weiter ausgebildetem Follikel und verschiedenen Keimflecken. Vergr. 425.

Fig. 33. Keimbläschen einer Oocyte von *Eledone moschata*, mit mehreren verschieden gestalteten Keimflecken. Vergr. 400.

Fig. 34. Keimbläschen in einer Oocyte von *Eledone moschata* mit eingebuchtetem Keimfleck. Vergr. 300.

Fig. 35. Beginn der Bildung der ovarialen Eihüllen von *Sepiola rondeletii.* Vergr. 300.

Fig. 36 u. 37. Ausbildung der Eihüllen von *Eledone moschata*. Vergr. 400 und 200.

Fig. 38. Schnitt durch den Zweig eines Eierbäumchens von *Eledone moschata*, dessen Oocyten völlig ausgebildete Eihüllen aufweisen. Vergr. 100.

Tafel XIX.

Fig. 39. Follikelfalte von *Loligo vulgaris* mit eingedrungenem Blutgefäß. Vergr. 680.

Fig. 40—42. Allmähliche Abscheidung und Ausbildung des Chorions von *Sepiola rondeletii*. Vergr. 400.

Fig. 43. Ausgebildetes Chorion von *Sepiola Rondeletii* nach fast gänzlicher Rückbildung der Follikelfalten. Vergr. 90.

Fig. 44. Ausgebildetes Chorion von *Loligo vulgaris*, noch deutlich die perlschnurartige Aneinanderreihung seiner Bestandtheile erkennen lassend. Vergrößerung 550.

Fig. 45. Schnitt durch das Ei von *Illex coindetii* nach vollständiger Rückbildung der Follikelfalten. Vergr. 60.

Untersuchungen über die Entwicklung von Cotylorhiza tuberculata.

Von

Dr. **Walter Hein.**

Mit Tafel XX und XXI.

Da meine Untersuchungen über die Gastrulation und die Bildung des jungen Scyphostoma der *Aurelia aurita* zu Ergebnissen geführt hatten, die im Hinblick auf die vorher erschienenen Arbeiten nahmhafter Forscher immerhin auffallend erscheinen konnten, erschien mir eine nochmalige Untersuchung der ersten Entwicklungsvorgänge bei verwandten Formen nicht unangebracht.

Durch die örtlichen Verhältnisse in Rostock war es bedingt, dass meine erste Untersuchung sich auf *Aurelia aurita* beschränken musste, da in der Ostsee, und gerade in den von Rostock aus leicht zu erreichenden Buchten derselben, fast nur diese Ohrenqualle vorkommt und bei Landwind sogar in überaus großer Menge in den Sommermonaten angetrieben wird.

Dagegen hatte ich gelegentlich eines längeren Aufenthaltes in Villefranche sur mer im Oktober 1900 die beste Gelegenheit, außer anderen Scyphomedusen geschlechtsreife Cotylorhizen zur Untersuchung heranzuziehen, die den Mutterthieren entnommenen Larven zu konserviren und theilweise auch in Aquarien zu halten, bis die Larven zur Anheftung und Ausbildung der jungen Scyphistomen schritten.

Cotylorhiza tuberculata schien mir gerade das geeignetste Objekt, da Goette seine Auffassung der Scyphistomen-Entwicklung auf *Aurelia aurita* und *Cotylorhiza tuberculata* stützt; dazu kam, dass mir zeitweise nahezu unbegrenzte Materialmengen eine sorgfältige Konservirung und genaue Beobachtung der lebenden Embryonen ermöglichten.

Wenn die Resultate dieser Untersuchung mit denen meiner früheren Arbeit über *Aurelia* in fast allen Punkten übereinstimmen, so glaube

ich dennoch im Hinblick auf die Kritik GOETTE's (7), welche er der letzteren angedeihen ließ einen ausführlicheren Bericht geben zu müssen, selbst auf die Gefahr hin, dass GOETTE daraus wieder nur ersieht, dass meine Untersuchung nur eine »gelegentlich ausgeführte« ist.

Die jungen Larven verlassen das Mutterthier meist in Gestalt wohlausgebildeter Planulae oder auf jüngeren Stadien der Gastrula. Die Planulae haben birnförmige Gestalt und sind an ihrem beim Schwimmen nach hinten gerichteten Pol seitlich abgeplattet, so dass ihr Querschnitt hier nicht kreisförmig sondern elliptisch ist. Die seitliche Abplattung erstreckt sich nur auf zwei Drittel des Larvenkörpers, während der Gegenpol angeschwollen erscheint und einen nahezu kreisförmigen Querschnitt zeigt. Eine starke Wimperentwicklung auf der Oberfläche ermöglicht die Fortbewegung. Um jüngere Larvenstadien der Beobachtung zu unterziehen, ist man genöthigt die Gastrogenitaltaschen des Mutterthieres zu öffnen, wo die Eier nach Ablösung aus dem Keimepithel ihre ersten Entwicklungsphasen durchlaufen. Die birnförmige Gestalt der auf dem Blastulastadium stehenden Larven ist weniger ausgeprägt, als die der freien Planulae, zuweilen auch noch gar nicht. Sie stellen ellipsoide Körper dar, welche behende mit Hilfe ihres Wimperkleides im Wasser umherschwimmen, während sie um ihre Längsachse rotiren. Wenn auch bei diesem Schwimmen immer derselbe Pol nach vorn gerichtet ist, so fällt bei konservirtem Material jedes Merkmal einer äußeren polaren Differenzirung weg, da auch die Wimpern der Blastodermzellen nach der Fixation nicht mehr erkennen lassen, nach welcher Richtung hin sie im Leben geschlagen haben. Auch Schnittserien durch diese Stadien zeigen keine verschiedene Differenzirung der Pole. Auf den rundovalen Längsschnitten sowie auf kreisförmigen Querschnitten sind die einzelnen Blastodermzellen anscheinend durchaus gleichwerthig und durch keinerlei Details zu unterscheiden. Sie stellen lang prismatische Gebilde dar, welche in festem Gefüge die innere Cavität umschließen. Das reichlich vorhandene Protoplasma hat sich besonders in der äußeren Hälfte der Zellen angesammelt, in der auch die Kerne zu finden sind. Wenn im Laufe der weiteren Entwicklung die Zellen zahlreicher und dünner geworden sind, erscheinen die Kerne häufig aus ihrer ursprünglichen Lage verdrängt und in zwei oder mehreren unregelmäßigen Reihen angeordnet. Während die äußere Oberfläche der Blastula glatt ist, ragen nach innen zu einzelne Zellen mehr oder weniger weit in das Blastocöl hinein. Was die Größe der Höhle

anbelangt, so ist im Allgemeinen bei Längs- und Querschnitten ihr Durchmesser gleich dem Radius des Gesammtorganismus (Fig. 1 u. 2).

Eben so wie ich für *Aurelia aurita* eine Einwanderung von Blastodermzellen in das Blastocöl, verbunden mit späterem Zerfall der Zellen, nachgewiesen habe, kann ich jetzt denselben Vorgang für *Cotylorhiza tuberculata* bestätigen; nur mit dem Unterschiede, dass die Zahl der einwandernden Zellen bei letzterer geringer ist. Die Einzelheiten der Einwanderung sind dieselben, wie ich sie für *Aurelia aurita* beschrieb, und ich verweise auf die diesbezüglichen Bemerkungen in meiner Arbeit. Während hier in der Regel die Einwanderung einzelner Zellen erfolgt, konnte ich für *Cotylorhiza tuberculata* einige Male das Eintreten von Gruppen zu zwei und drei Zellen feststellen. Eine Gruppe von fünf Zellen bekam ich unter den vielen Schnittpräparaten nur einmal zu Gesicht und habe sie neben der gewöhnlichen Einwanderung von meist nur einer Zelle (Fig. 3 *a*) in Fig. 3 *b* wiedergegeben. Bei dem Mangel einer polaren Differenzirung der Larve erscheint es fast selbstverständlich, dass der Vorgang der Einwanderung an allen Stellen eintreten kann und thatsächlich an den verschiedensten Stellen von mir beobachtet wurde. Eine Quer- oder Schrägtheilung der Blastodermzellen zur Oberfläche mit dem Ergebnis, dass die innere Tochterzelle in das Blastocöl gelangt, die äußere im Zellverbande des Blastoderms zurückbleibt, konnte ich bei den beiden von mir untersuchten Formen nicht auffinden. Die Kerne der sich zur Einwanderung anschickenden Zellen sind von Beginn des Vorganges an in Ruhe und zeigen keine Theilungsfiguren mehr; auch im Verlauf der Einwanderung waren Kerne mit Spindelbildung nicht aufzufinden. Die Einwanderzellen scheinen vielmehr wie alle anderen Blastodermelemente hervorzugehen und erst dann, wenn die Kerne in Ruhe gekommen und der protoplasmatische Theil der Zellen ebenfalls von dem der Schwesterzelle getrennt ist, unter den an anderer Stelle (10) beschriebenen Bewegungsformen in das Blastocöl hinein zu gelangen.

Die eingewanderten Zellen zerfallen rasch, indem die Kerne in unregelmäßige Stücke sich auflösen, gewissermaßen zerbröckeln und dann der Zellkörper unter Quellungserscheinungen und Verlust seiner zuvor gut umschriebenen Form in eine mehr homogene Masse übergeht, in welcher Granulae und feine fibrillenartige Gebilde suspendirt enthalten sind (Fig. 1 u. 2). Die Zerfallprodukte werden sehr bald von den Blastodermzellen resorbirt, so dass, bevor die junge Larve in eine weitere Entwicklungsstufe eintritt, das Blastocöl durchaus frei

ist von nachweisbaren Resten der eingewanderten Zellen. Bei *Cotylorhiza tuberculata* ist mithin dieselbe Erscheinung zu beobachten wie bei *Aurelia aurita.* Entsprechend der in der Regel geringeren Zahl der Einwanderzellen und der damit zusammenhängenden kleineren Menge von Zerfallprodukten im Blastocöl, geht die Resorption dieser Zerfallreste bei *Cotylorhiza tuberculata* rascher zu Ende wie bei *Aurelia aurita.* Das Blastocöl erscheint daher nach kurzer Zeit wieder frei, während *Aurelia aurita* noch auf älteren Entwicklungsstadien, sogar an wohlentwickelten Gastrulae die letzten Reste der zerfallenen Einwanderzellen mit Sicherheit erkennen ließ (10, Fig. 10).

Während der weiteren Entwicklung geht die Blastula in die Anfangs beschriebene Form der Planula allmählich über. Die Gastrulation stellt sich auch hier, wie bei *Aurelia aurita*, in Form einer Invagination dar. Die ersten Veränderungen zeigen sich in Gestalt einer seichten Furche, welche meist da, wo die Spitze des Ovals in die Längsseiten übergeht, zur Längsachse quer verläuft. Die Lage des Blastoporus ist nicht ganz konstant; in den weitaus meisten Fällen bildet sich der Blastoporus an der eben beschriebenen Stelle, ab und zu jedoch findet man aber auch die Furche an einem Pol, an der Spitze des ovalen Larvenleibes, sich einsenken (Fig. 4 *a*). Zuerst kleinere Zellkomplexe, dann weitergreifend größere Zellpartien wuchern faltenartig in die ursprüngliche Blastulahöhle hinein. Die furchenartige Vertiefung nimmt je nach dem Fortgang der Entwicklung an Ausdehnung zu und giebt dem Urdarm den Ursprung. In Fig. 4 *a*—*c* sind Längsschnitte von Invaginationsstadien dargestellt, die den Blastoporus quer getroffen haben. Das Blastocöl ist je nach dem Stadium der Einstülpung mehr oder minder eingeengt. Auf weiter vorgeschrittenen Stadien sieht man das durch die Einstülpung entstandene Entoderm sich ausbreiten und unter vollkommenem Verdrängen des Blastocöls sich an das Ektoderm anlegen. Die Zellen geben dabei ihre prismatische Form auf und gehen in eine gedrungen cylindrische, theilweise fast kubische über. Das Entoderm umgiebt nunmehr eine ansehnliche Urdarmhöhle, während gleichzeitig auch der zuerst schlitzförmige Blastoporus sich erweitert. In Fig. 5 ist ein centraler Längsschnitt eines jungen Gastrulastadiums wiedergegeben, in derselben Orientirung wie Fig. 4. Der Hohlraum zwischen den beiden Blättern ist bis auf einen Rest verdrängt. Nicht ganz central ist der Schnitt, welchen Fig. 6 darstellt, geführt; der Blastoporus ist hier an einer seitlichen engeren Stelle quer getroffen, während Fig. 7 ein etwas jüngeres Stadium darstellt, bei dem der

Blastoporus in seiner ganzen Länge getroffen ist. Durch den Tangentialschnitt Fig. 8, welcher das Ektoderm theils in der äußeren kernhaltigen, theils in der inneren kernlosen Region getroffen hat, sind beide Dimensionen des Blastoporus erläutert.

Nach Beendigung der Gastrulation nimmt die Larve, so weit dies während der soeben beschriebenen Vorgänge noch nicht geschehen ist, die typische Form der Planula an. Der Blastoporus verharrt längere Zeit in seiner alten schlitzartigen Form, um dann sich zu verengen. Seine Ränder legen sich an einander und es tritt eine Verbindung zwischen den gegenüberliegenden Zellpartien der gleichnamigen Blätter ein. Der Blastoporus wird verschlossen, und bald darauf ist die Verbindung der Verlöthungsstellen an den beiden Keimblättern so vollständig, dass ein Nachweis, wo der Blastoporus zum Verschluss gekommen ist, nicht mehr zu erbringen ist. Die beiden Keimblätter stellen jedes für sich vollkommen geschlossene blasenartige Gebilde dar. Der allmähliche Verschluss des Blastoporus ist in seinen verschiedenen Stufen in Fig. 9—12 dargestellt. Ungefähr zur selben Zeit des Verschlusses, auf alle Fälle aber sehr bald danach, bildet sich zwischen den beiden Körperschichten eine Gallertsubstanz, welche mehr oder minder weit das Entoderm von dem äußeren Keimblatt entfernt. Fig. 13 und 14, erstere im Längsschnitt, die andere im Querschnitt, stellen Bilder dar, wie sie eine wohlentwickelte Planula nach vollzogenem Verschluss des Blastoporus auf Schnitten zeigt.

Im Gegensatz zu *Aurelia aurita*, wo ich den Blastoporus ohne vorhergehenden Schwund direkt in das spätere Prostoma übergehen sah, steht hier bei *Cotylorhiza tuberculata* ein Verschluss zweifellos fest. Auf Schnittserien von Stadien, bei welchen der Blastoporus schon einige Zeit geschlossen ist, sieht man daher das Entoderm in keiner Weise mehr mit dem äußeren Keimblatt in Zusammenhang, sondern die kurz zuvor gebildete Gallertschicht hat beide Keimblätter in ihrem ganzen Umfange von einander getrennt.

Um noch einmal zu resumiren, so stellte ich die Invagination als alleinigen Gastrulationsmodus an *Aurelia aurita* fest, und bin heute in der Lage auf Grund meiner Untersuchungen denselben Gastrulationsvorgang für *Cotylorhiza tuberculata* zu bestätigen. Eine Einwanderung von Blastodermelementen vor Beginn der Gastrulationsphase tritt bei beiden untersuchten Objekten an beliebigen Stellen der Blastodermwand ein, nur mit dem geringfügigen Unterschiede, dass die Quantität der Einwanderungszellen bei *Cotylorhiza* eine kleinere zu sein scheint. Bei beiden Formen ist ein Zerfall der Zellen im

Blastocöl konstatirt, ein Zerfall, der durch Zerstückelung der Kernkörper eingeleitet wird und nach Verschwinden jeglicher Zellgrenzen als Resultat eine einheitliche, theils homogene, theils granulirte Grundsubstanz mit bestimmt geformten Einlagerungen zurücklässt. Die Zerfallrückstände werden von den Blastodermzellen resorbirt.

Der Blastoporus stellt sich bei *Aurelia aurita* als annähernd trichterförmiges Gebilde dar, eben so wie sie SMITH (9, Fig. 1—4, 7) für *Aurelia flavidula* abbildet. Ohne vorherigen Verschluss persistirt er hier und geht in die spätere Urmundöffnung über, während bei *Cotylorhiza tuberculata* der schlitzförmige Blastoporus im Verlauf der Entwicklung zum vollkommenen Verschluss kommt.

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen an *Cotylorhiza* unterscheiden sich in ähnlichem Maße von denen früherer Autoren wie meine älteren Angaben über *Aurelia*[1], und ich kann darauf verweisen.

Für *Cotylorhiza tuberculata* giebt CLAUS (3) eben so wie ich Invagination an, erwähnt aber die einwandernden und später zerfallenden Zellen, in dem Maße wie ich es beobachtete, hier eben so wenig wie bei *Aurelia.* Was die beigegebenen Abbildungen (3, Fig. 1—3) anbelangt, so sind sie, als Schemata aufgefasst, den meinen nicht unähnlich. Im Gegensatz zu GOETTE und HYDE konnte CLAUS und ich eine bestimmte polare Differenzirung der Blastula nicht wahrnehmen.

Die von CLAUS fast gänzlich übersehene Einwanderung von Blastodermzellen in die Furchungshöhle bildet für GOETTE den Anfang der Entodermentwicklung. Nach seinen Beobachtungen wandern aus der Region, welche kleinere, kürzere Zellen besitzt, einzelne Blastodermzellen entweder direkt, oder auch nach vorheriger Schräg- oder Quertheilung in das Blastocöl ein, um dieses auszufüllen und das Entoderm zu bilden. Der Blastoporus entsteht dann später als ein Durchbruch in der ursprünglich durch die kleineren Zellen gekennzeichneten Hemisphäre. Ich fand bei *Aurelia aurita* sowohl wie bei *Cotylorhiza tuberculata* keine Belege für die GOETTE'sche Auf-

[1] Das Entoderm wird durch Einwanderung gebildet: bei *Lucernaria* (KOWALEWSKY), *Cyanea capillata* (HAMANN), *Cyanea arctica* (MC MURRICH), *Aurelia aurita* (GOETTE), *Chrysaora* (CLAUS), *Aurelia marginalis*, und in Verbindung mit Einstülpung bei *Aurelia flavidula* und *Cyanea arctica* (HYDE); durch Invagination bei: *Aurelia aurita* (KOWALEWSKY, HAECKEL, CLAUS), *Aurelia flavidula* (SMITH), *Cassiopea borbonica*, *Rhizostoma cuvieri* (KOWALEWSKY), *Pelagia noctiluca* (KOWALEWSKY, METSCHNIKOFF).

fassung. Sämmtliche eingewanderte Zellen zeigen in unverkennbarer Weise nach kurzer Zeit den Zerfall.

Hyde (8) fand an Blastulae von drei Vertretern der Scyphomedusen eine durch excentrische Lage des Blastocöls charakterisirte polare Differenzirung des Blastoderms. »Delamination tritt allein auf oder in Verbindung mit anderen Gastrulationen« (p. 545). *Aurelia marginalis* zeigt Abschnürung einiger Blastodermzellen zum Zweck der Entodermbildung von verschiedenen Stellen der Wand, während bei *Cyanea arctica* die Abschnürung nur an dem Pol der kürzeren kleinen Zellen vor sich geht, und gleichzeitig an demselben Pol eine Einstülpung stattfindet. »Die kurzen Zellen der Einbiegung drängen nach innen und vereinigen sich wieder mit den wenigen Zellen, die sich von ihnen abgeschnürt haben, zu einer epithelialen Schicht« (p. 543). *Aurelia flavidula* zeigt zwei verschiedene Gastrulationsarten. »In der ersten Portion nahmen einige eingewanderte Zellen mit einer Anzahl abgeschnürter Zellen und einem unbedeutenden Theil der eingebogenen Blastodermwand an der Bildung des Entoderms Theil, während in der zweiten Portion (Annesquam) die größere Einstülpung nur bisweilen durch eingewanderte und abgeschnürte Zellen ergänzt wurde« (p. 545).

Ob Untersuchungen an Material, wie es Hyde von *Aurelia flavidula* zur Verfügung stand, das durch »äußere Momente, Temperatur, Koncentration des Wassers etc.«, »eine Abänderung von dem normalen Verlauf« (8, p. 545) erfahren hatte, vollgültig beweiskräftig erscheinen, dürfte Manchem zweifelhaft erscheinen. Hyde giebt zwar eine »Abänderung von dem normalen Verlauf« in der Gastrulation von *Aurelia flavidula* (Eastport-Maine) zu, lässt sich aber dadurch nicht abhalten, zusammen mit ihren Resultaten über *Aurelia marginalis*, *Cyanea arctica* und *Aurelia flavidula* (Annesquam) auf der folgenden Seite ihre Ergebnisse in folgender allgemeiner Fassung vorzutragen (p. 546): »Nicht nur bei verschiedenen Gattungen der Discomedusen kommen Verschiedenheiten der Gastrulation vor, wie aus Beschreibung hervorgeht, sondern sogar, wie *Aurelia flavidula* zeigte, bei derselben Species.«

Gewiss können solche Abweichungen vom »normalen Verlauf« für die Beurtheilung des normalen Entwicklungsvorganges von Bedeutung sein. Die Entscheidung aber, ob diese Abänderungen überhaupt vergleichend-entwicklungsgeschichtlich verwerthbar sind, ob sie auf ein älteres phylogenetisches Stadium zurückweisen oder eine beginnende Veränderung in der ontogenetischen Entwicklung anzeigen,

dürfte selbst bei einer größeren Untersuchungsreihe nicht ganz leicht zu treffen sein. Unzulässig erscheint es mir aber auf Untersuchungen hin, wie sie die Autorin zufällig an *Aurelia flavidula* machte, solche Sätze, wie den oben citirten aufzustellen.

SMITH (9) hatte schon bei *Aurelia flavidula* die Einwanderzellen beobachtet und deren Zerfall und Passivität bei der Entodermbildung nachgewiesen [1]. HYDE fand ebenfalls Einwanderung, giebt aber einen Zerfall der ins Blastocöl gelangten Zellen nicht zu, sondern führt die Entodermbildung eben so wie GOETTE auf diesen Vorgang zurück. Zahlreiche Figuren von *Aurelia marginalis* und *Aurelia flavidula* [2] zeigen in dem Blastocöl der jungen Larve eine coagulirte Masse, welche den von mir für *Cotylorhiza tuberculata* und *Aurelia aurita* beschriebenen Zerfallprodukten der eingewanderten Zellen ähnlich zu sein scheint. Für *Aurelia marginalis* wird eine »coagulirte Flüssigkeit« (8, p. 534) erwähnt. *Aurelia flavidula* (Eastport-Maine) zeigt »gelegentlich« die Kerne der eingewanderten Zellen »unverändert«, oder in den Zellen befinden sich kleine Theilchen von Chromatin, die sich dunkel färben. »Aber in der Regel zerfällt der Kern in kleine chromatinähnliche Theile. Es wäre möglich, dass dies eine Theilung des Kernes ist ohne eine folgende Theilung des Protoplasmas« (8, p. 536). Von *Aurelia flavidula* (Annesquam) wird berichtet, dass große und kleine Zellen einwandern. Die Kerne der großen Zellen »verwandeln sich« »in viele kleine Chromatintheilchen, welche in der Zelle zerstreut sind«. Die Kerne der kleinen Zellen unterliegen »derselben Veränderung« (8, p. 538). In der Folge wird sogar von »Bruchstücken« von Zellen Erwähnung gethan (p. 540), welche durch die sich einstülpende Schicht des Entoderms neben intakten Zellen sich durchgeschoben haben und im Cölenteron lagen. Trotzdem sollen »wenigstens einige« der eingewanderten Zellen an der Entodermbildung Theil nehmen. Daran anschließend wird auch die Herkunft des Gerinnsels berührt und folgendermaßen erklärt. Neben der coagulirten Masse von *Aurelia flavidula* (Annesquam) findet sich auch »Gerinnsel mit Dotterkörnern«, »gelegentlich im Blastocöl von *Aurelia marginalis*, wo die Zellen sich nicht auflösen, und auch in *Cotylorhiza arctica*, wo keine eingewanderten Zellen sind. Das Gerinnsel im Blastocöl beider Arten muss desshalb aus einer anderen Ursache abgeleitet werden als aus der Auflösung von eingewanderten

[1] Vgl. auch CLAUS, 3, p. 3.

[2] *Aurelia marginalis*, Fig. 26, 27, 28, 30, *Aurelia flavidula* (Eastport-Maine), Fig. 38—41, *Aurelia flavidula* (Annesquam), Fig. 45—47.

Zellen. Dann ist der Schluss gerechtfertigt, dass das Gerinnsel in dem Blastocöl von *Aurelia flavidula* auch nicht nothwendigerweise durch eingewanderte Zellen entsteht« (8, p. 541). Über die Ursache selbst erfährt man nichts.

Es hat den Anschein, der leitende Gedanke sei hier, den Beweis zu erbringen, dass reine Invagination allein nie vorkommt, sondern im Grunde genommen nur die eingewanderten Zellen die Basis einer Entodermentwicklung abgeben, wie GOETTE (4) für *Aurelia aurita* angegeben hat. Die beiden von mir untersuchten Objekte gastruliren mittels reiner Invagination, und ich darf wohl annehmen, dass sie nicht vereinzelt im Stamm der Discomedusen dastehen.

Die »kleinen Chromatintheilchen« (Aurelia flavidula Annesquam) und die »kleinen chromatinähnlichen Theile« (Eastport), welche sich aus den Kernen der eingewanderten Zellen bilden und in ihnen zerstreut liegen, legen wohl einen Zerfall der Zellen zum mindesten nahe. Wenn »wenigstens einige« der eingewanderten Zellen an der Bildung des Entoderms Theil nehmen, so wird die Frage geradezu aufgedrängt, was mit den anderen geschieht, die voraussichtlich erstere an Zahl übertreffen und nicht in den Verband des Entoderms hineinrücken. Die Frage bleibt ungestellt und unbeantwortet.

Die vielen kleinen Chromatintheilchen, die in den eingewanderten Zellen zerstreut sind, habe ich bei *Cotylorhiza tuberculata* sowohl wie bei *Aurelia aurita* gefunden (vgl. SMITH, 9) und beschrieben. Die Zellgrenzen schwinden bald und der Inhalt der Zelle, Protoplasma nebst Chromatintheilchen (Zerfallstücke der Kerne), gelangen in das Blastocöl. Diesen letzteren Vorgang hat HYDE nicht beobachtet und daher in ihren Schlussfolgerungen Wege betreten, die zu Irrthümern führen mussten. Es bleibt nach der Autorin unverständlich, wie das Gerinnsel in das Blastocöl gelangt und wie sogar auch Dotterkörner sich darin finden können, wenn sie nicht eine Sekretion der Blastodermzellen annehmen will, eine Annahme, der jedoch jede Berechtigung fehlt, da die Blastulaelemente keinerlei drüsigen Charakter zeigen.

Nach meinen Untersuchungen ist die Herkunft des »Gerinnsels« durchaus klargestellt. Häufig lässt sich die Auflösung direkt beobachten, der die eingewanderten Zellen in Bälde verfallen. Sie beginnt mit einem Zerfall des Kernes, die Stücke zerstreuen sich im Protoplasma, die Zellgrenze beginnt an einem Punkte zu schwinden und gestattet dem Protoplasma zuerst einen beschränkten, nach weiterem Fortgang des Auflösungsprocesses immer weiteren Austritt in die

Blastulahöhle, bis zuletzt Grenzen überhaupt nicht mehr festzustellen sind, sondern der ganze frühere Zellkörper mit anderen zerfallenen Zellen zusammen eine mehr oder minder homogene Masse darstellt.

Es mussten nach der vorgefassten Meinung HYDE's eingewanderte Zellen an der Entodermbildung Theil nehmen, und so versucht sie den Zerstückelungsprocess der Kerne, in Ermangelung einer Beobachtung über den Zerfall der ganzen Zellen, so zu deuten: »Es wäre möglich, dass dies eine Theilung des Kernes ist ohne eine folgende Theilung des Protoplasmas« (8, p. 536). Genauere Beobachtungen hätten ihr wohl sicher Bilder, wie ich sie oben beschrieb, gezeigt, und die Verfasserin zu anderen Ergebnissen geführt.

Die Planulae von *Cotylorhiza tuberculata* schwimmen im ausgebildeten Zustande in der bekannten Schraubenbewegung mit dem knopfähnlich angeschwollenen aboralen Pole nach vorn im Wasser umher. Das Ektoderm ist mit einem reichen Wimperkleid versehen; seine Zellen sind um das Vier- bis Fünffache länger wie breit und die Kerne liegen in der äußeren protoplasmareicheren Hälfte des stäbchenförmigen Zellkörpers. Nach innen grenzen sie gleichmäßig an die Gallertsubstanz an. Der vordere aborale Pol zeigt etwas längere Zellen, lässt aber eine Verschiedenheit in histologischem Sinne zwischen diesen und den übrigen Ektodermelementen nicht so deutlich erkennen, wie das bei *Aurelia aurita* der Fall ist, wo ein rüsiges helleres und mit vacuolären Gebilden reich durchsetztes Protoplasma beobachtet wurde. Die Zellen des inneren Keimblattes sind größer, übertreffen an Volumen die des äußeren Keimblattes ums Mehrfache und haben eine gedrungen prismatische, häufig annähernd kubische Gestalt. Ihre Kerne liegen in der inneren Hälfte, wo auch die Hauptmasse des Protoplasmas angehäuft ist. Sie sind auffallend größer als diejenigen der Ektodermzellen. Nach außen grenzen die Zellen, einen scharfen Kontour bildend, an die Gallertsubstanz an, während sie gegen das Cölenteron unregelmäßig mit ihren inneren, häufig halbkugelartig aufgetriebenen Enden vorspringen. Die zwischen beiden Blättern gebildete Gallertschicht zeigt auf diesen Stadien noch eine vollkommen homogene Struktur.

Was den Ursprung der in diesen oder etwas früheren Stadien zuerst auftretenden Stützlamelle oder Gallertschicht anbelangt, welche später zu mächtiger Ausbildung gelangt, so glaube ich, dass sich beide Keimblätter an ihrer Bildung betheiligen. Die Eigenthümlichkeit der Zellen beider Keimblätter, dass die der Gallertschicht zugewandten

Theile mehr vacuolär und hell, die abgewandten dagegen mit der Hauptmasse des Protoplasmas nebst Kernen angefüllt sind, legt die Annahme nahe, dass der Ursprung der Zwischensubstanz mit dieser Erscheinung ursächlich in Zusammenhang gebracht und auf eine abscheidende Thätigkeit beider Zellarten zurückgeführt werden könnte. Wenn eine Grenze zwischen der vom Ektoderm und der vom Entoderm abgeschiedenen Substanz nicht wahrgenommen werden kann, wie das bei *Aurelia* sowohl wie bei *Cotylorhiza* und anderen der Fall ist, so dürfte der schleimig-flüssige Zustand des Sekrets eine innige Verbindung, gewissermaßen ein Zusammenfließen, der beiderseitigen Sekretionsprodukte ermöglichen. Diese Annahme erhält einen weiteren Stützpunkt in den neuesten Untersuchungen von Friedemann, welcher bei älteren Stadien von *Aurelia aurita* die sich in der Stützlamelle befindenden Mesenchymzellen aus dem Ektoderm auswandern sah und eben so nach seinen Erfahrungen die Beobachtung einer Auswanderung dieser Zellen aus dem inneren Keimblatt (Claus, Hyde etc.) für »zweifellos richtig« hält (11, p. 253). Lösen sich die Bindegewebszellen auf älteren Stadien aus beiden Blättern ab, so wird auch die zeitlich vor ihnen auftretende Gallertschicht in ihrer Entstehung auf beide Blätter zurückzuführen sein. Ob allerdings die späteren Mesenchymzellen, so lange sie noch im epithelialen Verbande der Keimblätter sich befinden, mit der Erzeugung der Stützlamelle in näherem Zusammenhang stehen, als die übrigen Zellen, was immerhin möglich wäre, entzieht sich zur Zeit einer Untersuchung.

Im Verlauf der weiteren Entwicklung giebt die Larve die freischwimmende Lebensweise auf und setzt sich fest. Der Zeitpunkt der Festheftung bei *Cotylorhiza* ist großen Schwankungen unterworfen, so dass man sehr wohl von einer Brut in demselben Behälter ältere Planulastadien festgeheftet als auch junge Scyphostomen noch frei umherschwimmend antreffen kann. Allerdings ist häufig das Verharren im freischwimmenden Zustand nur vorgetäuscht, wenn die Larven sich an kleine Algen oder andere im Wasser flottirende Partikelchen angeheftet haben, und diese dann mit sich führen — ein Verhalten, welches bei Bryozoen ebenfalls zu beobachten ist.

Die Anheftung geschieht am runden stempelförmigen Pol, der beim Schwimmen nach vorn gerichtet ist, mittels einer secernirten Substanz, welche als Bindemittel zwischen der Larve und der jeweiligen Unterlage dient. Friedemann hatte Gelegenheit bei *Aurelia aurita*, wo auch der drüsige Charakter der polaren Ektodermpartie viel deutlicher ausgesprochen ist als bei *Cotylorhiza tuberculata*, einige Mal

pseudopodienartige Fortsätze der Ektodermzellen gelegentlich der Anheftung zu sehen (11, p. 233). Von einigen älteren Autoren wird die Festheftung der Planulae auf saugnapfartige Kontraktionen nach vorheriger Abplattung des aboralen Pols zurückgeführt. Für beide Anheftungsarten fand ich bei *Cotylorhiza* keinen Beleg. Nach der Anheftung behalten die Ektodermzellen des aboralen Pols die Fähigkeit die Sekretion im gegebenen Fall fortzusetzen, eben so erhält sich das larvale Wimperkleid noch geraume Zeit. Löst man daher die Larve vorsichtig los, so beginnt sie sofort in der bekannten Weise zu schwimmen und setzt sich bald wieder fest, indem die Sekretion der drüsigen Ektodermzellen von Neuem einsetzt. Durch die Art der Anheftung wird der früher hintere Pol der Planula zu dem oberen freien, an dem sich vorzugsweise die weiteren Entwicklungsvorgänge abspielen. Bei diesen ist es von keinem Belang, ob die Larve noch schwimmt oder festsitzt; geschieht die Anheftung erst auf vorgeschrittenen Stadien, so nimmt die Larve dieselbe becherförmige Gestalt an, wie sie die auf jüngeren Stadien sessil gewordenen Thiere erlangt haben.

Die erste hauptsächlichste Veränderung der Larve besteht darin, dass der freie Pol sich um ein Geringes verbreitert und bald in seiner Mitte eine Öffnung zeigt, welche eine Kommunikation des Cölenterons mit dem umgebenden Medium zu Stande kommen lässt. Diese Öffnung entsteht dadurch, dass die beiden Keimblätter, welche zuvor durch die Gallertsubstanz in ihrer ganzen Ausdehnung von einander getrennt waren, sich am freien Pol wieder nähern, an einander legen und verwachsen. An korrespondirenden Stellen entsteht im Ektoderm sowohl wie im Entoderm ein feiner Durchbruch, und die Durchbruchsränder des einen Blattes bleiben mit denen des anderen fest verbunden, auch während der folgenden Erweiterung der feinen röhrenförmigen Perforation zum definitiven Mund des Polypen, wobei gleichzeitig eine innige Verlöthung beider Blätter herbeigeführt wird. Die Erweiterung des feinen Durchbruchs geschieht durch rasch auf einander folgende Zelltheilungen, besonders des Entoderms der peristomialen Region, indem die neu angelegten Zellen nicht, wie anzunehmen wäre, den Munddurchbruch verengen, sondern nach außen und oben sich anlegend, die Öffnung erweitern, während gleichzeitig der orale Pol an Ausdehnung zunimmt und der Mund aus der Fläche des verbreiterten Pols herausgehoben wird und so die Anlage der Proboscis liefert.

Die Verlöthungsstellen, dort, wo die Blätter in einander übergehen,

sind durch die verschiedenen Zellformen, wie sie dem Entoderm und Ektoderm eigenthümlich sind, kenntlich. Durch die vermehrten Zelltheilungen allerdings zeigen auch hier die Entodermzellen ähnlich wie die des Ektoderms am Mundrand eine prismatische Form, so dass es zeitweise schwer fällt die Grenzen genau anzugeben. Je weiter aber die Entwicklung vorschreitet und die Gewebe den embryonalen Charakter verlieren, desto mehr treten die Verlöthungsstellen hervor. Die entodermale Wucherung hält längere Zeit an und bewirkt eine Flächenvergrößerung dieser Region, der das cirkumorale Ektoderm dadurch nachkommt, dass seine Zellen eine »wesentliche Streckung« erfahren und später als »typisches Plattenepithel« (11, p. 233) erscheinen. Ich habe auf diese Verhältnisse schon bei *Aurelia aurita* in meiner früheren Arbeit hingewiesen, und finde sie von FRIEDEMANN bestätigt. *Cotylorhiza* zeigt ebenfalls diese Vorgänge, aber weniger ausgesprochen als *Aurelia aurita*, wo schon bald nach der Wiedereröffnung des ursprünglichen Blastoporus die Abflachung der Ektodermzellen in auffallender Weise sich zeigt.

Durch die oben beschriebenen Verhältnisse der Planula ist eine Persistenz des Blastoporus mit späterer Erweiterung desselben zum definitiven Mund, wie ich es bei *Aurelia aurita* beobachtete, von vorn herein ausgeschlossen. Ob aber der Mund an der alten Stelle des Blastoporus zur Ausbildung gelangt, oder ob der Durchbruch desselben unabhängig von dem Urmund, an einer beliebigen Stelle in der Mitte des verbreiterten oralen Pols geschieht, muss, streng genommen, dahingestellt bleiben, da ein experimenteller Nachweis nicht möglich ist. Nach Verschluss des Blastoporus behält die Larve allerdings ihre Gestalt annähernd bei und lässt eine Orientirung in Längs- und Querebene auch fernerhin zu; der Blastoporus befand sich meist an einer Längsseite oder seitlich vom hinteren Pol. Man müsste daher voraussichtlich auch dort die Bildung des bleibenden Mundes erwarten, sollte er in der That an der Stelle des geschlossenen Blastoporus sich bilden. In fast sämmtlichen früheren Abhandlungen ist entweder angegeben, dass der definitive Mund des Scyphistoma direkt aus dem Blastoporus hervorgeht, oder doch, wie in den meisten Fällen an der Stelle des geschlossenen Blastoporus zur Ausbildung gelangt. Wenn man in Betracht zieht, dass bei denjenigen Planulae von *Cotylorhiza*, deren Prostoma an einer Längsseite lag, gelegentlich des Wachsthums gewisse Verschiebungen der betreffenden Zellregionen stattfinden können, und wenn man ferner die analogen Verhältnisse bei anderen Discomedusen berücksichtigt, so dürfte die

Annahme, dass auch bei *Cotylorhiza* der Mund an der Stelle des ursprünglichen Prostomas entsteht, an Wahrscheinlichkeit gewinnen. Die Thatsache, dass bei manchen Gastrulae der Blastoporus sich gleich bei Beginn der Invagination an der Spitze des einen Pols oder doch in der nächsten Nähe desselben befindet, könnte als ein weiterer Beleg für diese Annahme herangezogen werden.

Wenn bei *Cotylorhiza* die Lageübereinstimmung des definitiven Mundes und des Blastoporus durch die Untersuchung sich nicht feststellen ließ, sondern nur nach Analogien bei anderen Vertretern derselben Gattung erschlossen werden musste, so ist doch die Bildung des Mundes, der Durchbruch und seine Erweiterung, unmittelbar beobachtet worden. Der auf Schnitten verfolgte Vorgang zeigt, nur in umgekehrter Reihenfolge, dieselben Bilder, wie sie bei dem allmählichen Verschluss des Blastoporus sich einstellen. Nahezu gleichzeitig weichen die korrespondirenden Zellpartien der beiden Blätter am freien — bei noch freischwimmenden Larven hinteren — Pol aus einander und lassen so den definitiven Mund entstehen. Häufig zieht sich der verbreiterte Pol, an dem der Durchbruch des Mundes zu Stande kommen wird, etwas zusammen, so dass eine muldenförmige Vertiefung entsteht, welche aber unbeträchtlich ist, und bald nach der Mundbildung sich ausgleicht, um der schon beschriebenen Erhöhung des Peristoms, der Anlage der späteren Proboscis, Platz zu machen. Eine »Einstülpung«, wie sie von früheren Autoren (Kowalewsky, Goette, Hyde, Claus) beschrieben ist, konnte ich in dem gleichen Maße nicht beobachten. Die schwache polare Einsenkung scheint vielmehr einem Kontraktionszustand gleich zu kommen, welcher dem Munddurchbruch vorangeht und dann sich wieder ausgleicht.

Der Mund des Scyphistoma stellt daher eine einfache Verbindung des Cölenterons mit der Außenwelt dar. An seinen Rändern stoßen beide Keimblätter an einander und gehen in einander über. Die Grenzen beider Keimblätter sind an jungen Scyphistomen von *Cotylorhiza* nicht so deutlich erkennbar, wie bei *Aurelia*, werden aber, je weiter die Entwicklung fortschreitet, durch den verschiedenen Charakter der Zellen beider Blätter deutlicher. Die Zellen des Entoderms zeigen in den cirkumoralen Regionen prismatische Form, diejenigen des äußeren Keimblattes in der Folge immer zunehmende Abflachung. Das Ektoderm reicht bis zum Rand des Mundes, dessen innere Auskleidung vom Entoderm gebildet ist.

In den beigegebenen Zeichnungen stellt Fig. 15 einen Längs-

schnitt eines Stadiums dar, welches kurz nach der Anheftung abgelöst und konservirt wurde. Der Mund ist gebildet und erweitert, während Tentakelanlagen noch nicht zu erkennen sind. In dem weiteren Längsschnitt Fig. 16 ist ein älteres Stadium in derselben Orientirung dargestellt. Die entodermale cirkumorale Zellregion ist in starker Wucherung begriffen, der Mund ist weiter geöffnet und rechts ist einer der primären Tentakel in ganzer Länge getroffen. Die Fig. 17*a* und 17*b* zeigen an ausgebildeten viertentakligen Thieren den in den beiden Blättern sich findenden verschiedenen Zellcharakter. Das peristomiale Ektoderm ist stärker abgeplattet wie in 15 und 16 und die einzelnen Zellen zeigen einen schon nahezu kubischen Bau (vgl. auch 10, Fig. 17—24).

Meine Untersuchungen führten im Wesentlichen zu denselben Resultaten von Claus, welcher den Mund von *Cotylorhiza* als Durchbruch entstehen sah, der beide Blätter durchsetzt und sie gemeinsam an der Mundbildung Theil nehmen lässt. »Von einem Schlundrohr, einer Schlundpforte und Taschenvorhängen im Sinne Goette's kann jedoch bei *Cotylorhiza* und *Chrysaora* keine Rede sein« (3, I, p. 39). Goette fand für *Cotylorhiza* seine früheren Beobachtungen an *Aurelia aurita* bestätigt, für welche er die Bildung des Mundes in ganz anderer Weise beschrieben hatte, als die früheren Autoren. Auch für *Cotylorhiza* ergab sich »mit voller Evidenz, dass alle inneren Bildungen, welche ich (Goette) früher wesentlich für *Aurelia* festgestellt hatte, auch in den Larven von *Cotylorhiza* in derselben Gestalt existiren. Es sind dies der Schlund und die vier Magentaschen, die von ihnen gebildeten Taschenvorhänge, die Schlundpforte und die Magenfalten« (5, p. 652). Eine frühzeitige Metamorphose soll den anthozoenähnlichen Bau des Scyphistoma bald verwischen und unkenntlich machen. *Cotylorhiza* weist schon *Aurelia* gegenüber eine Rückbildung dieses anthozoenähnlichen Baues der Larven auf, die bei *Pelagia* noch weiter vorgeschritten ist. »Die tentakellosen Larven von *Cotylorhiza* können jenen Anthozoenbau, wie ich (Goette) zeigte, ebenfalls besitzen; in anderen Fällen aber können der Schlund und die ersten Magentaschen derselben Meduse umgebildet sein, bevor die Schlundpforte entstanden ist, und so den Anthozoenbau fertiggestellt hat, welcher daher nur in seinen Anlagen vorliegt« (5, p. 687). Für *Aurelia* konnte ich das Stadium des »Anthozoenbaues« nicht auffinden (10) und *Cotylorhiza* bestätigt meine Auffassung, dass eine Anlehnung der Entwicklungserscheinungen an die Verhältnisse der Anthozoen nicht stattfindet.

Die Mundbildung, wie sie sich mir darstellt, schließt außer allen andern Vorgängen, wie Bildung des »Schlundrohrs«, der »Magentaschen« etc. im Sinne GOETTE's den anthozoenähnlichen Bau des jungen Scyphistoma aus und lässt die Larve in diesen Stadien geradezu hydropolypenähnlich erscheinen. Ich habe in meiner früheren Arbeit die einzelnen Punkte ausführlicher behandelt und verweise darauf, da *Cotylorhiza* eben so wie *Aurelia* zu denselben Resultaten führte. Übrigens hat APPELLÖF (15) in seiner Schrift nachgewiesen, dass der von GOETTE beschriebene Anthozoenbau der Scyphopolypen mit dem Bau der Aktinien nicht verglichen werden kann, und vermisst den überzeugenden Nachweis in den GOETTE'schen Ausführungen, welche die Homologien der Entstehungsweise der peripharyngealen Bildungen einer »Scyphula« mit den Hexaktinien und Steinkorallen zu erbringen suchen. Eben so wie ich für die Discomedusen, glaubt auch er die später auftretenden »Taschen« nicht als primären Entwicklungsvorgang bei den Aktinien und Korallen ansehen zu müssen. »Die Entodermfalten, welche zur Septenbildung führen, sind die primären Erscheinungen und verursachen, wenn sie ausgewachsen sind, die Bildung der Interseptalfächer oder Magentaschen. Mit der Bildung der Magentaschen bei der Scyphula, so wie dieser Vorgang von GOETTE aufgefasst wird, kann desshalb die Bildung der Magentaschen bei den Aktinien nicht verglichen werden« (15, p. 68). Auch stellt sich das Schlundrohr der Aktinien in vollkommen anderem Bild dar, als die Berichte GOETTE's lauten (15, p. 38 ff. und 46 ff.).

Ist der Mund gebildet, so treten an vier im Kreuz gestellten Punkten des Peristoms die Anlagen der Tentakel als kleine höckerartige Gebilde zu Tage. Meist schon vorher, auf diesen Stadien aber immer, ist die bilaterale Symmetrie, welche die Planula kennzeichnete, durch allmähliche Abrundung der flachen Seiten verloren gegangen. Das Peristom erscheint von oben gesehen nahezu rund; die junge Larve ist vollkommen radial-symmetrisch. Die vier knopf- oder warzenartigen Tentakelanlagen wachsen rasch und zeigen bald den typischen histologischen Bau (vgl. 10 u. 11). Durch die Entwicklung der Tentakel sind die beiden Perradien festgelegt und dadurch die Interradien gegeben, in denen die Entwicklung der Magenfalten, eben so wie bei *Aurelia* einsetzt. Ich habe gelegentlich meiner früheren Ausführungen diese Entwicklungsvorgänge für *Aurelia aurita* eingehend beschrieben und an *Cotylorhiza* bis zum viertentakligen Polypen

wiedergefunden, so dass ich, um Wiederholung zu vermeiden, zurückweisen kann. Auch hat FRIEDEMANN (11) Gelegenheit gehabt, in fast allen strittigen Punkten meine älteren Untersuchungen von *Aurelia aurita* zu bestätigen oder in einer mit der meinen übereinstimmenden Auffassung zu erweitern.

Die »Scyphula« sowie der anthozoenähnliche Bau fehlt dem jungen Scyphistoma gänzlich und die junge Larve zeigt vor Entwicklung der Magenfalten und der später in dieselben sich einsenkenden Längsmuskelstränge einen vollkommen hydropolypenähnlichen Bau, der geeignet ist, die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen Scyphopolypen und Hydrozoen enger erscheinen zu lassen, als es nach den GOETTE'schen Ausführungen anzunehmen ist.

Rostock i. M., im Mai 1902.

Litteraturverzeichnis.

1. C. CLAUS, Studien über Polypen und Quallen der Adria. I. Acalephen. Denkschrift der kaiserl. Akad. der Wissenschaften. Wien 1878.
2. —— Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung der Medusen. 1883.
3. —— Über die Entwicklung d. Scyphostoma von Cotylorhiza, Aurelia und Chrysaora. Arbeiten aus dem Zool. Inst. der Univ. Wien. 1. Theil. Bd. IX, Heft 1. 1890. 2. Theil. Bd. X, Heft 1. 1892.
4. A. GOETTE, Entwicklungsgeschichte von Aurelia aurita und Cotylorhiza tuberculata. 1887.
5. —— Vergleichende Entwicklungsgeschichte von Pelagia noctiluca. Diese Zeitschr. Bd. LV. p. 645. 1893.
6. —— CLAUS und die Entwicklung der Scyphomedusen. 1891.
7. —— Wie man Entwicklungsgeschichte schreibt. Zool. Anz. Bd. XXIII. p. 559. 1900.
8. J. HYDE, Entwicklungsgeschichte einiger Scyphomedusen. Diese Zeitschr. Bd. LVIII. p. 531. 1894.
9. F. SMITH, The Gastrulation of Aurelia flavidula. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College. Vol. XXII. No. 2. 1891.
10. W. HEIN, Untersuchungen über die Entwicklung von Aurelia aurita. Diese Zeitschr. Bd. LXVII. Heft 3. 1900.
11. O. FRIEDEMANN, Untersuchungen über die postembryonale Entwicklung von Aurelia aurita. Diese Zeitschr. Bd. LXXI. p. 227. 1902.
12. KOWALEWSKY, Beobachtungen über die Entwicklung der Cölenteraten. Russisch. Ref. der Abhandlung im Archiv für Naturgesch. Jahrg. 41. Bd. II. p. 393. 1875.
13. J. WULFERT, Die Embryonalentwicklung von Gonothyraea loveni Allm. Diese Zeitschr. Bd. LXXI. p. 296. 1902.

14. P. Morgenstern, Untersuchungen über die Entwicklung von Cordylophora lacustris Allman. Diese Zeitschr. Bd. LXX, Heft 4. 1901.
15. A. Appellöf, Studien über Actinienentwicklung. Bergens Museums Aarbog 1900.

Erklärung der Abbildungen.

Die Abbildungen sind mit Hilfe der Camera lucida gezeichnet. Die Nesselkapseln sind nicht eingezeichnet. Schnitte = 3,5 und $7^1/_2$ μ. Vergr. 480—520.

Tafel XX und XXI.

Fig. 1. Blastula. Die Einwanderung von Blastodermzellen hat begonnen. Die Zellkerne der im Blastocöl sich befindenden Zellen sind in Auflösung begriffen.

Fig. 2. Blastula, älteres Stadium. Die Einwanderung von Blastodermzellen ist weiter fortgeschritten, die Zerfallprodukte bilden größere Komplexe, theils wandständig, theils im Blastocöl flottirend.

Fig. 3*a* zeigt die weit häufigere Einwanderung einer einzelnen Zelle während

Fig. 3*b* eine seltenere Einwanderungsform darstellt, in der mehrere Zellen zugleich den Austritt aus dem Zellverbande in das Blastocöl erkennen lassen.

Fig. 4*a*. Invaginationsstadium. Der bei der freischwimmenden Larve nach hinten gerichtete, später orale Pol hat sich abgeflacht und beginnt sich zur Bildung des Entoderms einzustülpen. Seltenere Form.

Fig. 4*b*. Invaginationsstadium. Längsschnitt. Die Einstülpung tritt an einer Seite des Larvenkörpers auf. Der sich bildende Blastoporus ist quer getroffen. Er vertieft sich zuerst rinnenartig, und zeigt später in

Fig. 4*c* einen schlitzförmigen Bau. Das Blastocöl ist von den eingestülpten und stark in Vermehrung begriffenen Zellen zum größten Theil verdrängt.

Fig. 5. Gastrula, junges Stadium. Centraler Längsschnitt, durch welchen der Blastoporus quer in seiner weitesten Öffnung getroffen wurde.

Fig. 6. Gastrula, seitlicher Längsschnitt. Der spaltförmige Blastoporus ist in seinen seitlichen Partien getroffen und erscheint verengt.

Fig. 7. Gastrula. Schräger Schnitt. Der Blastoporus ist seiner ganzen Länge nach getroffen.

Fig. 8. Gastrula. Tangentialer Schnitt, um die Ausdehnung des Blastoporus in beiden Dimensionen zu erläutern. Das Ektoderm ist theils in der äußeren kernhaltigen, theils in der inneren kernlosen Hälfte seiner stäbchenförmigen Zellen durchschnitten.

Fig. 9. Gastrula. Älteres Stadium. Längsschnitt. Die Ränder des Blastoporus nähern sich und leiten den Verschluss desselben ein.

Fig. 10. Gastrula. Längsschnitt. Die Ränder des Blastoporus haben sich an einander gelegt und das Cölenteron ist geschlossen.

Fig. 11. Gastrula. Längsschnitt. Der Verschluss ist weiter geführt, indem die Ränder beider Blätter beginnen sich mit den ihnen gegenüberliegenden gleichnamigen zu verbinden.

Fig. 12. Gastrula. Längsschnitt. Die Verwachsung ist so weit vorgeschritten, dass die alte Stelle des Blastoporus unkenntlich geworden ist.

Fig. 13. Planula. Längsschnitt. Der Verschluss des Blastoporus ist beendet. Beide Blätter stellen in sich geschlossene blasenartige Gebilde dar und sind in ihrer ganzen Ausdehnung durch eine Zwischensubstanz von einander getrennt.

Fig. 14. Planula. Querschnitt. Stadium wie Fig. 14.

Fig. 15. Junges Scyphistoma. Längsschnitt. Nachdem das Entoderm am oralen Pol dem Ektoderm sich wiederum genähert und mit ihm in Berührung getreten ist, ist ein Durchbruch zu Stande gekommen. Die ektodermalen Durchbruchränder sind mit denen des Entoderms verlöthet und haben durch fortgesetzte starke, besonders entodermale Wucherung den Durchbruch erweitert und den definitiven Mund gebildet. Vgl. Text.

Fig. 16. Scyphistoma. Längsschnitt. Der Mund weiter geöffnet. Anlage der Proboscis. Rechts Tentakelanlage längs getroffen. Die entodermale rasche Zelltheilung der perioralen Region bewirkt eine Abplattung der entsprechenden ektodermalen Zellen, welche zuvor stäbchenförmig hier kürzer und breiter werden und in

Fig. 17 *a* und *b* die Abplattung in weiter entwickelten Stadien noch deutlicher zeigen.

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen.

II. Über die Furchung und Bildung der embryonalen Anlagen bei Nephelis vulgaris Moqu. Tand. (Herpobdella atomaria).

Von

Boris Sukatschoff,

Assistent am zootomischen Laboratorium der Universität St. Petersburg.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Heidelberg.)

Mit Tafel XXII—XXIV und einer Figur im Text.

Einleitung.

Es war früher meine Absicht, die ganze Embryonalentwicklung von *Nephelis* zu erforschen, die, obwohl schon von mehreren Autoren untersucht, doch noch viele Unklarbeiten aufweist und daher eine erneute Bearbeitung erfordert.

Ich untersuchte desshalb im Sommer 1898 die Furchung der *Nephelis*-Eier, kam aber nicht vollständig zum Abschluss und musste die Untersuchung aus verschiedenen Gründen unterbrechen. Als ich sie später wieder in Angriff nehmen wollte, war es mir unmöglich, geeignetes Material zu erhalten, da fast alle von den gefangenen *Nephelis* abgelegten Eier sich sehr schlecht entwickelten und kaum über die jüngsten Stadien hinauskamen; die Eier, möglicherweise auch die sie umgebende Eiweißmasse, schienen von einem Bakterium inficirt zu sein. Desswegen ließ ich die wenigen mir gebliebenen gesunden Eier sich weiter entwickeln und benutzte sie zur Untersuchung der Urnierenverhältnisse, über die ich 1900[1] besonders berichtete. Erst in dem Sommer 1901 wurde die unterbrochene Untersuchung wieder aufgenommen und die vorhandenen Lücken und Unsicherheiten hauptsächlich durch Anfertigung von Schnittserien ausgefüllt. Dazu war ich um so mehr veranlasst, als in der Zwischenzeit zwei

[1] B. Sukatschoff, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. I. Zur Kenntnis der Urnieren von *Nephelis vulgaris* und *Aulastomum gulo*. Diese Zeitschr. Bd. LXVII. 1900.

verschiedene Autoren Arbeiten veröffentlichten, die den gleichen Gegenstand behandeln; es sind die Untersuchung von FILATOFF (1900) und die Darstellung von G. BRANDES (1901) in seiner Bearbeitung von LEUCKART »Die Parasiten des Menschen« (6. Lieferung, I. Bd., 2. Aufl.). Da die Angaben und Deutungen dieser Forscher in manchen Punkten mit meinen Befunden nicht in Einklang zu bringen sind, so will ich in dieser Schrift die Resultate meiner Untersuchung, so weit sie sich auf die Furchung und Bildung der embryonalen Anlagen von *Nephelis* erstrecken, mittheilen.

Nephelis hält in den Aquarien gewöhnlich sehr gut aus, und legt sehr gern — wenn keine glatten Gegenstände, besonders keine Wasserpflanzen mit auch nur ganz kleinen Blättern, wie z. B. Lemna in den Aquarien vorhanden sind — seine Kokons, in denen in bekannter Weise die Eier von einer gallertigen Eiweißmasse umhüllt sind, an die Wände ab. Die Kokons lassen sich leicht mit einem Skalpell ablösen; dann kann man bei schwacher Vergrößerung und bei durchfallendem Licht die im Kokon liegenden Eier sehen, ja manchmal, wenn der Kokon sehr abgeplattet und ziemlich durchsichtig ist, sogar mit einer gewissen Sicherheit das Entwicklungsstadium der Eier bestimmen. Auch die unter natürlichen Bedingungen im Freien abgelegten Kokons wurden zur Untersuchung verwandt. Sie waren besonders für spätere Stadien von Werth, bei denen die ursprünglich sehr zähe Eiweißmasse schon ziemlich dicht geworden ist, so dass die in ihr eingeschlossenen Embryonen beim Abtrennen des Kokons von den Steinen — resp. anderen Substraten — und Herauspräpariren der Eiweißmasse wenig geschädigt werden. Dies ist nämlich nicht der Fall bei frisch abgelegten Kokons, die noch sehr wenig gebräunt und sehr klebrig sind und deren Inhaltsmasse noch sehr flüssig ist; diese biegen sich sehr leicht, wobei die Eier leicht verletzt werden, besonders die ganz jungen Larven, bei denen schon die Deutolecithbildung begonnen hat.

Nachdem die ungefähr erwünschten Stadien aufgefunden waren, wurde der Kokon am Rand aufgeschnitten, die Eiweißmasse vorsichtig herauspräparirt und sammt den in ihr eingeschlossenen Eiern in die Fixirungsflüssigkeit gelegt. Als Fixirungsmittel für Totalpräparate benutzte ich fast immer Chromessigsäure, oder manchmal die FLEMMING'sche Mischung (Chromosmiumessigsäure), die wenigstens für die Furchungsstadien nichts zu wünschen übrig ließ. Die für Schnitte bestimmten Eier und jungen Larven wurden in einer koncentrirten Sublimatlösung fixirt, der ich 3–5 % starker (45 %iger) Salpetersäure zusetzte[1]. Der Zusatz der Salpetersäure vermindert die Brüchigkeit, welche die Entodermzellen und das verschluckte Eiweiß, sowie die ganze Eiweißmasse schon im Alkohol annehmen. Nach bis sechsstündiger Wirkung der Fixirungsflüssigkeit wurden die Objekte in Wasser überführt und aus dem Eiweiß mittels fein zugespitzter Präparirnadeln herausgenommen, falls sie für Totalpräparate bestimmt

---

[1] FILATOFF (1900, p. 42) empfiehlt für Schnitte Fixirung mit Chromessigsäure; doch gelang es mir nicht damit gute Resultate zu erzielen. Die Eiweißmasse wurde schon im Alkohol, und besonders im Paraffin auf dem Wärmeschrank zu hart und brüchig, was FILATOFF's Angabe widerspricht.

waren. Hierbei blieb gewöhnlich die Eihülle (Dotterhülle) am Eiweiß kleben, so dass das Ei fast stets ganz frei lag, was von besonderer Wichtigkeit ist, weil die stark färbbare Eihülle die Untersuchung erschwert. Es kam jedoch manchmal vor — obwohl verhältnismäßig selten — dass die Eihülle mit Nadeln von dem Ei entfernt werden musste, eine Operation, sie im günstigsten Falle bei höchstens 50 % der Eier gelingt. Nach dem Auswaschen der Eier im Wasser bis zum Verschwinden der gelben Farbe wurden sie für mehrere Stunden (bis 24) in 70 %igen Alkohol gebracht und dann mit stark verdünntem DELAFIELD'schen Hämatoxylin (ca. 2—3 Tropfen desselben auf 5—10 ccm Wasser) gefärbt, wodurch eine ziemlich reine Kerntinktion erzielt wurde.

Um die Eier drehen, und so von verschiedenen Seiten betrachten zu können, wurden Glasfäden verwandt, auf die das Deckglas gelegt wurde. Mittels dieser bekannten Methode kann man sehr leicht und bequem das Deckglas bewegen, wobei sich das Präparat auf dem Objektträger dreht, ohne verletzt zu werden.

Die Schnitte, die nur selten angefertigt wurden, wurden stets mit Wasser auf dem Objektträger aufgeklebt und auch mit ca. 5—8 fach mit Wasser verdünntem DELAFIELD'schem Hämatoxylin gefärbt; bisweilen kam eine Nachfärbung mit wässeriger $^1/_2$ %iger Eosinlösung dazu. Es ist räthlich, die Objekte durch Chloroform in Paraffin überzuführen und die ganze Procedur des Einbettens möglichst rasch vorzunehmen, da die Eier sonst zu brüchig werden.

Untersuchungen früherer Forscher.

Die ersten Beobachtungen über die Entwicklung von *Nephelis* (Anfang des XIX. Jahrhunderts als *Hirudo vulgaris* bezeichnet) stammen, so viel mir bekannt, von JOHNSTON (1817), dessen Untersuchung sich mehr auf die Dauer der Entwicklung und deren ganz oberflächliche Merkmale — im buchstäblichen Sinne des Wortes — bezog. Auch R. WAGNER (1832, p. 398) gelang es nicht JOHNSTON's Beobachtungen sehr zu erweitern, indem er die Eier meistens mit einer Lupe von 24 facher Vergrößerung im Kokon betrachtete, was natürlich keinerlei Einzelheiten der Entwicklungsvorgänge zu sehen erlaubte. Als er mit einer stärkeren Vergrößerung die in der Eiweißmasse eingeschlossenen Keime betrachtete, fand er »sie deutlich von einer Haut oder Blase eingeschlossen«; »diese Haut war aber höchst zart und umgab die Keimscheiben in ziemlicher Entfernung, so dass zwischen beiden Raum genug war«. »In einzelnen Fällen,« bemerkte WAGNER, »dass diese Blase auch sehr wenige zerstreute Körnchen oder Kügelchen enthielt, ähnlich denen, woraus der Keim bestand.« Das waren offenbar die Richtungskörperchen, die er im Inneren der Dotterhülle neben dem Ei sah und welche erst viel später richtig verstanden wurden. R. WAGNER's Schüler, H. FREY (1845, p. 273—286), beobachtete, und in einigen Beziehungen ziemlich richtig, zuerst die Eifurchung bei *Nephelis*. Er sah die totale Furchung des Eies und zwar die Zwei- und Vierzellenstadien. Weiter konnte er die Furchung nicht verfolgen; er fand aber ein Stadium, dessen Entstehung er durch eine Hypothese zu erklären versuchte, die heut zu Tage als erwiesen gelten muss. Es ist nämlich das Stadium, in dem die vierte Makromere sich in vier Zellen getheilt hat, welche gegenüber dem sogenannten animalen Pol lagen (s. meine Figg. 10, 11, 11*a*, 12, Taf. XXII). FREY hat die Entstehung dieses Stadiums durch Theilung der vierten Makromere richtig erklärt. Die aus den Makromeren sich bildenden Mikromeren hat er gar nicht bemerkt (wahrscheinlich wegen ihrer geringen Größe); eben so wenig das Auftreten des Ento-

derms. Er beobachtete die eigenthümliche mehr oder weniger ausgesprochene, dreilappige Form der Embryonen und fasste dieselbe ganz richtig auf, eben so ihre Umwandlung in eine runde oder ovale Form, an welcher »es gelang bisweilen noch die ursprünglichen drei Embryonalzellen[1] der früheren Theile zu erkennen. Sie haben sich unverändert erhalten«. Auch das Auftreten der Flimmerung bei der Larve entging ihm nicht.

1861 veröffentlichte CH. ROBIN einen kleinen Aufsatz über die Blastodermbildung bei den Mollusken und Hirudineen. Auf Grund seiner an lebenden Eiern angestellten Untersuchungen behauptete er, dass die vier Mikromeren, — deren Existenz er als der Erste konstatirte, — in solcher Weise entstehen, dass zuerst zwei Mikromeren von zwei Makromeren abgeschnürt werden, hierauf die dritte Makromere eine Mikromere abgiebt und schließlich die vierte Mikromere aus einer der zwei ersten Makromeren entsteht, so dass also die vierte Makromere keine Mikromere liefern soll.

Die erste gründliche Untersuchung der Entwicklung von *Nephelis* (sammt *Clepsine*) war die von RATHKE (1862), dessen Resultate nach seinem Tode von R. LEUCKART abgeschlossen und herausgegeben wurden. Seine Angaben über die Furchung und Keimblätterbildung sind aber sehr lückenhaft, manchmal sogar unrichtig. RATHKE bestätigte die Vermuthung FREY's über das Schicksal der vierten Makromere und verfolgte das passive Verhalten der drei anderen Makromeren eine längere Zeit hindurch. Die Entstehung der vier Mikromeren hat er eben so wenig wie FREY beobachtet, und die frühere Angabe von ROBIN nicht zu bestätigen vermocht. Dagegen verneint LEUCKART in einer Anmerkung (RATHKE, 1862, p. 12) diese Beobachtung ROBIN's und hält RATHKE's Ansicht für richtig. Es handelt sich aber hier einfach um ein Missverständnis, indem ROBIN von den vier ersten Mikromeren sprach, wogegen RATHKE — der die Mikromeren gar nicht sah — meinte, dass ROBIN von den vier Zellen (s. meine Fig. 12, Taf. XXII) gesprochen habe, welche aus der vierten Makromere entstehen. Ganz irrig beurtheilte RATHKE die Regionen des jungen Embryo, indem er die dritte (mittlere) asymmetrische passive Makromere zum Vordertheil (Kopfabschnitt) sich entwickeln lässt. Obgleich er die Entstehung des Entoderms nicht sah, beobachtete er doch das Auftreten des sogenannten Deutoleciths und dessen Vergrößerung »durch Aufnahme und Aneignung von Stoffen aus dem umgebenden Eiweiß«, ohne aber seinen zelligen Charakter zu erkennen.

In der ersten Auflage seines bekannten Werkes »Die menschlichen Parasiten«, widerlegte LEUCKART (1863, p. 698) die ganz falsche Angabe RATHKE's über die Entstehung des Kopfes aus der dritten unsymmetrischen Makromere, beging aber selbst einen doppelten Irrthum, indem er die drei Makromeren mit den Urnieren der Larve von *Hirudo medicinalis* und den »kolossalen Zellen« von *Clepsine* verglich. Bekanntlich entstehen die Urnieren der Gnathobdelliden auf ganz andere Weise und die »kolossalen Zellen« des *Clepsine*-Embryo sind die sogenannten Teloblasten oder Scheitelzellen des Keimstreifens.

Nach RATZEL (1869, p. 282) kommt »eine regelmäßige Furchung, wie sie RATHKE von *Nephelis* beschrieb« nicht vor. Diese Ansicht wurde aber von KOWALEVSKY (1871, p. 2—3) bezweifelt, welcher vermuthete, dass RATZEL die gewöhnlich sehr seltenen Zersetzungsstadien für normal gehalten hatte. Auch KOWALEVSKY (ibid.) fasste die drei passiven Makromeren unrichtig als

---

[1] D. h. eigentlich die Zellkerne derselben.

Mesodermanlage auf, indem sich von ihnen »zwei Zellenreihen abschnüren sollten, die die bekannten Keimstreifen von *Nephelis* sind«.

In einem umfangreichen Werke über die Embryologie der Blutegel hat ROBIN (1875) die Entwicklung von *Nephelis*, sowie von *Clepsine* und theilweise von *Hirudo* dargestellt. Doch gelang es ihm, trotz des großen Umfanges seines Werkes und sehr vieler fleißiger Detailbeobachtungen, schließlich nicht die Entwicklung der Hirudineen genügend aufzuklären (womit ich natürlich keinen Tadel aussprechen will, in Anbetracht der Unvollkommenheit der damaligen Untersuchungsmethoden und Erfahrungen). Seine Aufmerksamkeit war meistens auf die äußeren Verhältnisse der Furchung und Entwicklung gerichtet. Er hat daher auch einige ganz richtige Beobachtungen über die Furchung gemacht und einige unrichtige Darstellungen RATHKE's korrigirt. ROBIN unterschied den animalen Pol, wo sich nach seiner Auffassung die vier Mikromeren (sowie die Richtungskörperchen) abschnüren, welche Seite dann der späteren Bauchseite des Thieres entspricht, indem die entgegengesetzte, wo schließlich die vierte Makromere — resp. ihre Abkömmlinge — liegen, zur Rückenseite wird. Eben so wenig wie seinen Vorgängern gelang es ihm, das Entstehen des Entoderms zu verfolgen und wie wir es bei RATHKE fanden, beschreibt er nur das Auftreten der Öltröpfchen (Deutolecith). Er korrigirte die falsche Deutung RATHKE's hinsichtlich der vorderen und hinteren Region des Embryo, ohne, wie es scheint, zu wissen, dass dies schon LEUCKART (1863) berichtigt hatte. Wir finden bei ROBIN eine ziemlich genaue Beschreibung der Theilung der vierten Makromere. Das passive Verhalten der drei anderen Makromeren wurde von ihm bis in ganz späte Stadien der Entwicklung verfolgt, wo sie schließlich in eine Anzahl kleinerer Zellen zerfallen sollen. Von einem »Mesoderm« oder einer dementsprechenden Anlage weiß er nichts, eben so wenig von der Entodermanlage.

Von BÜTSCHLI besitzen wir zwei Mittheilungen über die Entwicklung von *Nephelis*: in der ersten — in seinem bekannten Werk »Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Konjugation der Infusorien« (1876), wo hauptsächlich die ersten Entwicklungsmomente, die Reifung des Eies, die Bildung der Richtungskörperchen, die Befruchtung und Theilungsverhältnisse besprochen werden — beschreibt er die Furchung bis zum vierzelligen Stadium. Die zweite (1877) blieb bis heute die einzige Arbeit, die zur Grundlage einer Untersuchung der embryonalen Entwicklung von *Nephelis* genommen werden kann. BÜTSCHLI verfolgte jedoch nicht die ganze Furchung und Keimblätterbildung und desshalb blieben viele Lücken in seiner Darstellung; manche Punkte werden auch nicht zutreffend aufgefasst. BÜTSCHLI stellte die ersten Beobachtungen über die Bildung eines Entoderms und die Entstehung der ersten Entodermzellen an. Dieselben sollen seiner Ansicht nach aus drei später passiv bleibenden Makromeren hervorgehen. Er vermuthete auch, dass die vier ersten Mikromeren aus den v i e r Makromeren und nicht nur aus dreien hervorgehen, wie es ROBIN (1862 und 1875, s. auch oben) behauptete, wollte es aber nicht als sicher ansehen, weil diese Angabe nicht mit derjenigen ROBIN's übereinstimmte. Er hat ferner als Erster die von früheren Forschern als Öltröpfchen bezeichneten Gebilde als Zellen erkannt, und zwar als umgebildete Entodermzellen, welche er mit dem von FOL bei den Mollusken beschriebenen Deutolecith verglich. Nach BÜTSCHLI's Angaben entstehen die bei erwachsenen Larven getrennten und erst später sich vereinigenden Kopf- und Rumpfkeimstreifen jederseits aus einer gemeinsamen Anlage. [Später ist diese Meinung durch BERGH (1885) bestritten worden, der beide Keime aus verschiedenen An-

lagen sich entwickeln lässt.) Doch ist diese Ansicht von Bütschli mit Vorsicht ausgesprochen worden, indem er zufügt, dass er »über den auf der Abbildung angegebenen Zusammenhang der beiden Keimstreifen am Mundende nicht ganz klar geworden« ist (1877, p. 245). Bütschli spricht sich jedenfalls ganz bestimmt gegen Semper's Auffassung (1876) aus, welcher die Keimstreifen bei *Nephelis* aus einer Ektodermverdickung entstehen ließ.

Mehr als zwanzig Jahre sind nach dem Erscheinen dieser Arbeit Bütschli's verflossen, ohne dass Jemand sich mit der embryonalen Entwicklung von *Nephelis* wieder beschäftigte[1]. Während dieser Zeit sind verschiedene Ansichten über die Entwicklung der Kieferegel ausgesprochen worden, die aber meist theoretischer und aprioristischer Natur waren, und sich hauptsächlich auf die bei der Entwicklung von *Clepsine* gefundenen Thatsachen gründeten. *Clepsine* war nämlich bis jetzt der einzige Blutegel, der gründlich und genau untersucht wurde und der aus verschiedenen Gründen, namentlich wegen der verhältnismäßig bedeutenden Größe der Eier und der direkten Entwicklung, das geeignetste Objekt zu embryologischen Untersuchungen an Hirudineen war.

In letzterer Zeit wurde die Untersuchung der Entwicklung von *Nephelis* durch Filatoff (1898, 1900) wieder aufgenommen. Leider ist seine Arbeit meist kompilatorisch und enthält nur sehr wenige eigene Beobachtungen, die an den betreffenden Stellen weiter berücksichtigt werden sollen. Hier möchte ich nur bemerken, dass Filatoff über die Furchung gar nichts Neues bringt. Was die Keimblätter betrifft, so schließt er sich der Ansicht Perrier's an (Traité de Zoologie), der vermuthet, dass die Entodermzellen sich auf Kosten der drei Makromeren vermehren. Er sagt sogar, dass es kaum möglich sei zu vermuthen (1900, p. 48), dass unter den Bedingungen, in welchen sich die Entodermzellen befinden, indem nämlich der Kern von dem Deutolecith auf eine Seite geschoben ist, diese Zellen theilungsfähig wären. Filatoff giebt sogar eine Abbildung (1900, Fig. 12), in welcher er die Bestätigung Perrier's und seiner Ansicht sieht. Dieselbe Ansicht wurde schon früher von Korschelt (1890, Korschelt und Heider, p. 217) ausgesprochen.

In allerjüngster Zeit erschien endlich die 6. Lieferung des I. Bandes (II. Aufl.) der Leuckart'schen »Parasiten des Menschen« von G. Brandes. Was die Entwicklung von *Nephelis* betrifft, über welche Brandes ziemlich viel redet, so ist diese anscheinend von ihm und nicht von Leuckart untersucht worden, da fast alle Figuren als Schemata »nach Brandes« bezeichnet sind. Desswegen will ich auch im Weiteren von Brandes (nicht Leuckart) reden. Über die Furchung finden wir auch bei ihm nichts Neues, indem sie einfach nach Robin und Bütschli dargestellt wird. Aber im Gegensatz zu Robin lässt er den animalen Pol zur Dorsalseite (1901, p. 806) und den Keimstreifen aus der vierten Makromere anscheinend auf der Ventralseite sich entwickeln (s. die Schemata Fig. 343 »nach Brandes«, p. 811, 1901). Leider sind aber alle von Brandes gegebenen Figuren Schemata und man weiß nicht bestimmt, ob er sie nur theoretisch konstruirt, oder nach Präparaten entworfen hat. Davon spricht er

---

[1] Die Entwicklung von *Nephelis octoculata*, *Hirudo medicinalis* und *Aulastomum gulo*, sowie von anderen mehreren Hirudineen wurde von Apáthy (1888, p. 155), und zwar »in ihrem ganzen Verlaufe« verfolgt. Bis jetzt sind aber leider die Resultate dieser Untersuchungen — so viel mir bekannt — nicht publicirt worden.

nicht. Weiter werde ich hier auf BRANDES' Angaben nicht eingehen; sie sollen an den betreffenden Stellen berücksichtigt werden.

Wir fanden also eine Anzahl von mit einander sich stark widersprechenden Angaben. Diese Widersprüche zu erklären und einige der noch vorhandenen Lücken auf Grund eigener Untersuchung auszufüllen, soll im Folgenden versucht werden. Ich glaube aber bemerken zu dürfen, dass die Untersuchung der embryonalen Entwicklung von *Nephelis* allein kaum die Verhältnisse der Kieferegelentwicklung genügend klar stellen kann. Es wäre sehr zu wünschen, diese Vorgänge bei *Hirudo* oder *Aulastomum* zu studiren, wo sie höchst wahrscheinlich in viel einfacherer Weise sich vollziehen.

Eigene Beobachtungen.

Bekanntlich durchlaufen die *Nephelis*-Eier die ganze Entwicklung im Innern des Kokons, indem sie anscheinend unmittelbar vor dem Ablegen des Kokons in dem Mutterthier befruchtet werden (BÜTSCHLI, 1876, O. HERTWIG, 1877, IIJIMA, 1882). Jedenfalls findet man in ganz frisch abgelegten Kokons Eier, die schon mit einer Dotterhülle versehen sind, und auf welchen man schon die Bildung der Richtungskörperchen beobachten kann.

Die Bildung der vier ersten Furchungszellen, welche fast in gleicher Weise von FREY (1845), RATHKE (1862), ROBIN (1875) und BÜTSCHLI (1876) beschrieben und identisch mit denselben Vorgängen bei *Clepsine* (WHITMAN, 1878, 1887) und *Branchiobdella* (SALENSKY, 1885) sind, braucht hier nicht besonders berücksichtigt zu werden. Ich bemerke nur, dass die erste vertikal verlaufende Furchungsebene das Ei in zwei etwas ungleiche Zellen theilt. Die zweite Furchungsebene, die gleichfalls vertikal verläuft, theilt die kleinere Zelle in zwei von gleicher Größe (*A* und *C*), dagegen wird die größere Zelle in zwei Zellen von ungleicher Größe zerklüftet (*B* und *D*), von denen die kleinere (*B*) mit den Abkömmlingen (*A*, *C*) der ersten, kleineren Zelle ziemlich gleich an Volumen ist. Die zweite (*D*) unterscheidet sich aber von *C*, wie gesagt, durch größeres Volumen. Von diesem Stadium (Fig. 1, Taf. XXII) nehmen meine Beobachtungen ihren Ausgang.

Die drei eben besprochenen Blastomeren (Fig. 1, Taf. XXII) von annähernd gleicher Größe bezeichne ich einfach mit den Buchstaben *A*, *B*, *C*, derart, dass *A* und *B* die beiden der großen vierten Blastomere *D* anliegenden Zellen genannt werden, während die dritte dann *C* heißt. Die größere vierte Makromere ist also *D*. Die vier Zellen werden im Weiteren auf den Abbildungen in solcher Weise geordnet sein, dass die dem hinteren Ende entsprechende Makromere *C* — was schon ROBIN (1875) andeutete — nach unten gerichtet

ist, die Makromere *A* und *B* nach rechts und links und die größere Makromere *D* nach oben. Später verändert die große Makromere *D* ihre Lage, die drei anderen behalten sie aber bis auf ganz weit entwickelte Stadien bei. Diese Stellung haben die vier Zellen bei Ansicht auf den animalen Pol (Fig. 1, Taf. XXII). Bei der Ansicht vom vegetativen Pol liegt *A* links und *B* rechts. Man wird danach aus der Lage von *A* und *B* in meinen Figuren erkennen können, von welchem Pol das betreffende Ei beobachtet ist.

Die dritte Furchungsebene verläuft senkrecht zu den zwei ersteren und schnürt in der Richtung des animalen Pols vier Mikromeren ab, die nach den Beobachtungen ROBIN's (1861, 1875) nicht aus den vier ursprünglichen Blastomeren entstehen, sondern nur von den drei Zellen *A*, *B*, *C* stammen sollen, wobei eine von diesen zwei Mikromeren den Ursprung geben würde. BÜTSCHLI (1877, p. 240) »war früher[1] der Meinung, dass zuerst die zwei durch Theilung der größeren Kugel des zweikugeligen Stadiums entstandenen Furchungskugeln zwei solcher kleinen Zellen erzeugen und hierauf einige Zeit später die beiden aus der kleineren Zelle des erwähnten Stadiums hervorgegangenen Furchungszellen die zwei anderen kleinen Zellen hervorbrächten«. »Nach den Beobachtungen ROBIN's« — sagt weiter BÜTSCHLI — »scheint dies jedoch nicht der Fall zu sein, sondern sich zuerst aus *a* und *b* zwei der vier kleinen Furchungskugeln zu erzeugen und später aus *a* und *b'* die beiden anderen kleinen Furchungskugeln hervorzugehen; da ich den Entstehungsprocess dieser vier kleinen Furchungskugeln nicht durch fortlaufende Untersuchungen an lebenden Eiern festgestellt habe, so muss ich die Unrichtigkeit meiner Annahme zugeben.« Ich bin jetzt im Stande die 1876 von BÜTSCHLI ausgesprochene Meinung zu bestätigen, wie man es aus den Figg. 1, 2 und 3 (Taf. XXII) sehen kann. Auf Fig. 1 sind alle Kerne der vier Blastomeren *A*, *B*, *C*, *D* von Strahlungen umgeben und in Vorbereitung zur Theilung. In Fig. 2 liegen auf den Zellen *B* und *D* zwei kleinere *b* und *d*, die aus ihnen entstanden sind, was erfahrungsgemäß daran zu erkennen ist, dass die Kerne beider Zellen noch ganz klein sind. Auch der Kern der Zelle *B* ist noch nicht vollkommen im Ruhezustande, dagegen ist der Kern der Makromere *D* schon wieder in Vorbereitung zur Theilung. Die Zellen *A* und *C* schnüren die ihnen entsprechenden Mikromeren (*a*, *c*) etwas später ab, so dass man in dem Ei (Fig. 2) die Kernspindeln gut beobachten

[1] BÜTSCHLI, 1876, p. 9, 10.

kann. In Fig. 3 (Taf. XXII) sind die Mikromeren *a* und *c* schon abgetrennt und man erkennt aus dem Vergleiche ihrer Kerne mit denjenigen der Makromeren *A* und *C*, dass sie eben erst abgeschnürt worden sind. Sämmtliche vier Kerne zeigen nämlich sehr klar die von ihnen ausgehende Strahlung. Diese Art der Mikromerenentstehung aus den vier Makromeren ist auch sehr wahrscheinlich, wenn man dieselben Processe bei anderen Würmern, Mollusken etc. vergleicht. So wurde sie speciell für Hirudineen in ebenbeschriebener Weise bei *Clepsine* von Whitman (1878, 1887) beobachtet. Dagegen stand die Darstellung Robin's in vollkommenem Widerspruch mit diesen Angaben.

Wenn wir uns jetzt der vierten Makromere *D* zuwenden, so finden wir, dass dieselbe sofort nach der Abschnürung ihrer Mikromere *d* sich wieder theilt, wobei die Theilungsebene ungefähr parallel zu der Ebene verläuft, in der die drei anderen Makromeren liegen. Dabei wird auch die Zelle *D* mehr gegen den vegetativen Pol verschoben und die aus ihr hervorgehenden zwei Zellen D^1 und D^2 ordnen sich so, dass D^2 an den vegetativen Pol gegenüber den Mikromeren zu liegen kommt, indem D^1 zwischen den Mikromeren und D^2, also etwa auf der Stelle der ursprünglichen Makromere *D* verbleibt (Fig. 3—5, Taf. XXII).

Die Theilung der vierten Makromere *D* ist schon von früheren Forschern angedeutet worden. Zuerst wurde sie von Frey (1845) vermuthet (s. oben p. 323), dann von Rathke (1862) genau beschrieben. Robin (1875) spricht auch von dieser Theilung, nur lässt er die kleinste der vier Makromeren in dieser Weise in zwei Zellen zerfallen. Ich glaube diese Angabe Robin's dadurch erklären zu können, dass er nicht die ganze Zelle, die in diesem Falle sich stark verlängert, sah, sondern nur den Theil, der nach dem animalen Pol schaut. Ich habe an lebenden Eiern diese Theilung nicht verfolgt, erlaube mir aber diese Ansicht auszusprechen, da sie auch meinen Präparaten (s. Fig. 2 und 3, Taf. XXII) mehr entspricht, und weil derselbe Vorgang sich bei *Clepsine* in dieser Weise vollzieht. Auch Brandes (1901, p. 805, 806, 810) spricht sich ähnlich aus.

Während diese Vorgänge sich abspielen, verändern auch die Mikromeren *a*, *b*, *c*, *d* ihre Lage gegenüber den Makromeren (Fig. 3, Taf. XXII), indem sie um die Achse, welche den animalen Pol mit dem vegetativen verbindet, sich um ca. 45° drehen und zwar in der Richtung des Uhrzeigers. Sie nehmen also schließlich eine Lage, wie es auf Fig. 4 (Taf. XXII) abgebildet ist, ein, wo jede Mikromere nicht mehr auf der ihr entsprechenden Makromere liegt, sondern in der Furche zwischen jener und der benachbarten Makromere. Dieser Lagewechsel, welcher schon von Robin (1875) und Bütschli (1877)

wahrgenommen wurde, ist unter dem Namen der Spiralfurchung bekannt und kommt sehr häufig vor. Auch *Clepsine* (Whitman, 1878, 1887) zeigt dieselben Verhältnisse.

Auf dem in Fig. 3 abgebildeten Stadium kann man schon deutlich eine Furchungshöhle erkennen (*Fh*), welche von den vier Mikromeren oben und den drei Makromeren *A*, *C*, *B* und den zwei Abkömmlingen der vierten Makromere — D^1 und D^2 — von den Seiten und von unten begrenzt wird. Auf Fig. 5 (Taf. XXII), welche das Stadium der Fig. 4 in Profilansicht darstellt, nämlich von der Seite der Makromere *A* gesehen, die eben so wie die Mikromeren *d* und *a* nicht abgebildet ist, sieht man die Furchungshöhle sehr schön.

Bis zu diesem Stadium gleicht die Furchung der *Nephelis*-Eier vollkommen der von *Clepsine* (Whitman, 1878, 1887) und *Branchiobdella* (Salensky, 1885). Von jetzt ab jedoch wird sie verschieden.

Im folgenden Stadium, das Fig. 6 (Taf. XXII) darstellt, tritt ein neues Element auf — das Entoderm. Dieses Stadium hat schon Bütschli (1877, p. 241 und Fig. 3, Taf. XVIII) gesehen und abgebildet. Wir finden nun eine neue Zelle *Bg*, die zweifellos aus der Makromere *B* hervorgegangen ist. Neben den Kernen von *B* und *Bg* bemerkt man noch eine Strahlung und beide sind noch verhältnismäßig klein, was auf einen eben beendigten Theilungsprocess hindeutet. Auch geht dies aus der Lage der kleinen Zelle *Bg* klar hervor, sie ist sogar noch nicht ganz von der Mutterzelle abgeschnürt. *Bg* ist die erste Entodermzelle, als welche sie schon Bütschli (1877) richtig erkannte. Die nächst folgenden Vorgänge führen zur Vermehrung der Entodermzellen und zum Auftreten zweier neuer Zellen neben dem animalen Pol und zwar geschieht dies auf Kosten der zwei Abkömmlinge der vierten Makromere.

Schon aus der Fig. 7 (Taf. XXII) geht hervor, dass die beiden Zellen D^1 und D^2 in Theilung begriffen sind. Die Zelle D^1 theilt sich nun verhältnismäßig sehr rasch und schnürt drei Zellen nach einander ab, während in dieser Zeit die Zelle D^2 nur eine einzige neue abschnürt. Zuerst theilt sich also D^1 und zwar in der Richtung gegen den animalen Pol zu, indem sie zwei kleinere Zellen ($D^{1.1}$ und $D^{1.2}$) nach einander abschnürt, die sich zwischen ihre Mutterzelle D^1 und die Mikromeren *b* und *d* schieben (Fig. 8, Taf. XXII). Die diesbezügliche Angabe von Bütschli konnte ich demnach vollständig bestätigen und verweise auf seine betreffende Abbildung (1877, Fig. 4, Taf. XVIII). Zu ungefähr der gleichen Zeit lässt sich ferner das Entstehen einer zweiten Entodermzelle verfolgen, die von

der Zelle D^2 abgeschnürt wird. Fig. 8*a* und 9 (Taf. XXII) zeigen dies ganz klar. Diese neue Zelle bezeichne ich als $D^{2.g}$. Während der Bildung dieser Zelle, oder auch manchmal etwas früher wird noch eine — die dritte — Entodermzelle $D^{1.g}$ erzeugt und zwar höchstwahrscheinlich — nach ihrer Lage zu der Zelle D^1, sowie nach den Kernverhältnissen beider Zellen ist es zweifellos — ist sie aus der Zelle D^1 hervorgegangen (Fig. 8, Taf. XXII). D^1 hat auch eben die zwei kleinen Zellen $D^{1.1}$ und $D^{1.2}$ gebildet. Nach Bütschli's Angaben sollen schon zwei Entodermzellen vorhanden sein, wenn die Makromere D sich zu der Theilung anschickt, aus welcher die Zellen D^1 und D^2 hervorgehen. Bütschli sprach die Vermuthung aus, dass die drei ursprünglichen Entodermzellen aus den drei Makromeren (d. h. aus D, A und B) entstehen. »Aus ihrer Lage zu den drei großen Furchungskugeln« — sagt er — »scheint mir mit Sicherheit hervorzugehen, dass sie diesen drei großen Furchungszellen ihren Ursprung verdanken und zwar in der Weise, dass jede dieser drei großen Furchungszellen eine dieser kleinen Zellen in der Richtung nach der Achse, um welche die großen Zellen gelagert sind, erzeugt« (1877, p. 241). In diesem Fall stehen meine Beobachtungen in Widerspruch mit denen Bütschli's. Ich vermuthe, dass in dem Fall, wo Bütschli zwei Entodermzellen gesehen hat (s. 1877, Fig. 2, Taf. XVIII), er die Mikromeren *c* und *a* dafür hielt, die auf seiner Abbildung fehlen und deren Lage genau die entsprechende wäre.

Wir sind nun bei einem Stadium mit 14 Zellen angekommen, was auf den Figg. 8, 8*a* und 9 (Taf. XXII) abgebildet ist. Die Fig. 8 und 8*a* stellen das Ei von dem animalen Pol dar. Am animalen Pol liegen sechs Zellen: die vier Mikromeren (*a*, *b*, *c*, *d*) und die zwei ihnen anliegenden kleinen Zellen $D^{1.1}$ und $D^{1.2}$. Bei tieferer Einstellung sieht man die drei Entodermzellen (die Zellen B^g und $D^{1.g}$ sind auf den Figg. 8 und 8*a*, die Zelle $D^{2.g}$ nur auf der Fig. 8*a*), die auf meinen Figuren gelb gezeichnet sind. Bei noch tieferer Einstellung kann man die beiden Abkömmlinge der vierten Makromere — die Zellen D^1 und D^2 wahrnehmen. Fig. 9 zeigt dasselbe Stadium in Profilansicht, wobei man auch die Furchungshöhle *Fh* bemerkt, welche am animalen Pol von den sechs kleineren Zellen *a*, *b*, *c*, *d*, $D^{1.1}$ und $D^{1.2}$ bedeckt wird; am vegetativen Pol von den zwei Zellen D^1 und D^2. An den Seiten ist sie durch die Makromeren A und B und von hinten durch die drei Entodermzellen und die Makromere C abgeschlossen. Die vier Mikromeren (*a*, *b*, *c*, *d*), sowie die Zellen $D^{1.1}$ und $D^{1.2}$, und die großen Zellen D^1 und D^2 liegen mit einem

Theil ihres Körpers frei nach außen, der übrige Theil ist zwischen die Makromeren *A*, *B*, *C* eingeschoben.

Der weitere Fortschritt in dem Furchungsprocess besteht in einer Vermehrung der Zellen an dem vegetativen Pol. Dies wurde schon 1862 von RATHKE, dann von ROBIN (1875) beschrieben, indem jede Zelle D^1 und D^2 sich in der Querrichtung theilt; und zwar theilt sich zuerst D^2, dann D^1 (Fig. 10, Taf. XXII), so dass schließlich vier Zellen entstehen, die eine den vier Mikromeren *a*, *b*, *c*, *d* entsprechende Lage am vegetativen Pol haben[1]. FREY (1845) hat schon

[1] An dieser Stelle will ich einer Erscheinung gedenken, die mir nicht ohne Interesse zu sein scheint, und die auch schon von Anderen beschrieben wurde. Ich meine die »Spiralaster«-Figur, welche MARK (1882) zum ersten Mal in den noch nicht gefurchten Eiern von *Limax campestris* beobachtete. IIJIMA (1882) sah dieselbe Erscheinung in den frisch abgelegten Eiern von *Nephelis vulgaris* var., die in dem Stadium der Ausstoßung des ersten Richtungskörperchen waren. In dem Stadium der Fig. 11 (Taf. XXII) habe ich das Bild eines solchen »Spiralasters« gesehen. Die Fig. 11 stellt dasselbe Stadium und aus dem Präparat wie Fig. 10 (Taf. XXII) dar, nur in Profilansicht, während Fig. 10 die Ansicht vom vegetativen Pol bietet. Man bemerkt auf Fig. 10 sehr deutlich die beiden Theilungsfiguren in den Zellen D^1 und D^2 die ganz normal zu sein scheinen. Dreht man jetzt das Präparat um 90° so bekommt man Ansichten wie sie auf den Figg. 11 und 11*a* (Taf. XXII) abgebildet sind. Sowohl in der oberen Zelle D^1, als in der unteren D^2 beobachtet man jetzt eine deutliche spiralige Krümmung der Asterstrahlen; dabei sind die Spiralen der beiden Strahlungen derselben Zellen in der gleichen Richtung gekrümmt, wie es aus dem Vergleich der Figg. 11 und 11*a* hervorgeht. Fig. 11 stellt die obere Profilansicht des Eies (die Makromere *B* ist nicht abgebildet), die Fig. 11*a* die tiefere Zellenlage (auch hier ist die Makromere *A* nicht angedeutet) dar; die Fig. 11 entspricht also dem rechten Theil, letztere dem linken Theil der Fig. 10 (Taf. XXII). Vergleicht man nun die beiden Spiralen um die beiden Pole der Spindelfigur jeder Zelle in Fig. 11 und 11*a*, so hat sie gleichen Verlauf, dagegen ist die Spirale in der Zelle D^1 nach rechts, in der Zelle D^2 nach links gekrümmt.

Leider konnte ich diese Spiralasterfiguren an lebenden Eiern nicht bemerken. Es sind mir auch einige »Spiralaster« in einem vierzelligen Stadium aufgefallen, jedoch habe ich sie nie mit der gleichen Deutlichkeit wie in dem eben beschriebenen Präparate beobachtet.

MARK (1881) hält die Möglichkeit eines Kunstprodukts in seinem Fall (*Limax campestris*) für ausgeschlossen, giebt aber keine Erklärung dieser merkwürdigen Figur. Auch IIJIMA (1882) versucht keine Erklärung. In letzterer Zeit ist die Spiralfigur wieder beobachtet worden und zwar von FICK (1893) im *Axolotl*-Eie, von BYRNES (1899, p. 210) in den Eiern von *Limax agrestis* und von v. KOSTANECKI und WIERZEJSKI (1896) in dem Ei von *Physa fontinalis*.

FICK sah (1893, p. 578), »dass die Strahlen manchmal nicht ganz gerade verlaufen, sondern bogenförmig, als ob sich das Centrum um sich selbst gedreht hätte, die Strahlen aber in der Peripherie befestigt gewesen wären, so dass also eine wirbelähnliche Figur entsteht«. Man kann in diesen Zeilen FICK's die Vermuthung ausgesprochen sehen, dass es sich hier um eine Umdrehung des Cen-

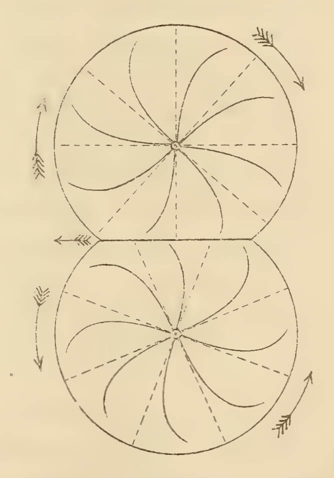
früher (s. oben) die Vermuthung ausgesprochen, dass die vier Zellen ($D^{1.4}$, $D^{1.3}$, $D^{2.1}$, $D^{2.2}$) in der Weise entstehen, wie es eben beschrieben ist, doch konnte er es nicht direkt beobachten.

Figg. 12 und 12*a* (Taf. XXII) stellen das folgende 16zellige Stadium von dem vegetativen Pol dar und zwar 12 die am vegetativen Pol liegenden oberflächlichen Zellen, 12*a* bei tieferer Einstellung die Zellen am animalen Pol. Figg. 13 und 13*a* sind Profilansichten und zwar 13 die Zellen der linken Seite, 13*a* bei tieferer Einstellung die der rechten Seite. Von den 16 Zellen sind drei die Makromeren *A*, *B*, *C*; vier Zellen, nämlich die neuen $D^{1.3}$, $D^{1.4}$, $D^{2.1}$, $D^{2.2}$ liegen am vegetativen Pol; die vier Mikromeren *a*, *b*, *c*, *d* liegen am animalen Pol und die zwei Zellen $D^{1.1}$ und $D^{1.2}$ zwi-

---

trums um sich selbst handelt, wobei centrirte Radien in dem Sinne von HEIDENHAIN vorauszusetzen wären. Bis jetzt ist also keine bestimmte Erklärung dieser interessanten Erscheinung gegeben, obwohl sie nicht so selten vorzukommen scheint, da sie bei Mollusken, Würmern und Vertebraten nachgewiesen wurde.

Eine Erklärung dieser eigenartigen Erscheinung ließe sich — natürlich nur vermuthungsweise — vielleicht in folgender Art geben. Bereits ROBIN (1875) hat beobachtet, dass die Furchungskugeln bei *Nephelis* sich gegen einander verschieben. Nehmen wir nun an, dass beide Zellen, die diese Erscheinung zeigen, sich derartig gegen einander verschieben, dass sie, um ihre parallelen Spindelachsen sich drehend, ihrer Berührungsfläche entlang gleiten (etwa wie zwei in einander greifende Zahnräder), so werden sich die beiden Zellen in verschiedenem Sinne drehen (s. Textfigur). Nehmen wir nun ferner an — was a priori nicht ausgeschlossen erscheint —, dass die äußerste plasmatische Schicht der Zelle in sich eine größere Kohäsion besitzt, als das innere Plasma, so müssten natürlich die vorher gerade verlaufenden Strahlen in der Richtung der Drehung spiralig gedreht werden. Ein Blick auf die nebenstehende Textfigur, in der die ursprünglich geraden Strahlungen punktirt eingezeichnet sind, macht dies wohl leicht verständlich. Es sei allerdings nicht verhehlt, dass solche »Spiralaster« auch an einzelnen Eizellen, z. B. bei der Bildung der Richtungskörperchen und in der ersten Furchungsspindel beobachtet worden sind, wofür diese Erklärungsweise nicht möglich wäre. Man könnte höchstens annehmen, dass hier bei der Konservirung die äußerste Plasmaschicht in ungleichmäßiger Weise schrumpfte, wodurch auch eine Drehung zu Stande kommen könnte.



Bis man aber nicht parallel mit den fixirten Objekten auch lebende genau untersucht hat, wird wahrscheinlich keine befriedigende Erklärung dieser Erscheinung gegeben werden, falls sie nicht ein Kunstprodukt der Konservirung ist

schen der Mikromerengruppe und dem am vegetativen Pol liegenden Zellenquartett. Endlich liegen die drei Entodermzellen im Inneren des Embryo. Dieses Stadium, welches schon von Bütschli (1877, Fig. 5, Taf. XVIII) genau beschrieben und abgebildet wurde, habe ich in drei verschiedenen Ansichten dargestellt, weil sich mit ihm die späteren am bequemsten vergleichen lassen, bei denen die Zahl der Zellen sehr groß ist, wesshalb Ansichten von verschiedenen Seiten unentbehrlich werden.

Das 16-Zellenstadium erreichen die Eier in ca. 24 Stunden nach der Ablage und verbleiben merkwürdigerweise auf diesem Stadium mehrere Stunden in anscheinend vollkommener Ruhe; ja ich konnte manchmal beobachten, dass erst nach 16 bis 20 Stunden die weitere Furchung wieder fortschreitet. Im Inneren des Eies, resp. in dessen Zellen, muss aber ein lebhafter Stoffwechsel stattfinden, dessen Resultate nach Beendigung des Ruhestadiums zu Tage treten. Denn während bis zu dieser Zeit alle Zellen ganz gleich aussahen und sich die Kerne sehr schlecht mit Delafield'schem Hämatoxylin und Karminfarbstoffen färbten, das Protoplasma aber viel Farbe speichert, tritt nun während dieses Stadiums in allen Zellkernen eine Veränderung ein. Wesentlich ist, dass dadurch die drei großen Makromeren von allen anderen Zellen unterschieden werden. Sie beginnen nämlich einen Degenerationszustand zu zeigen; ihre Kerne nehmen immer mehr und mehr an Größe zu, während der Kerninhalt sehr blass wird und offenbar aus einer Flüssigkeit besteht; die Kerne schrumpfen daher bei Einwirkung des Alkohols stark, nachdem sie schon fixirt waren, und bei Färbung mit Hämatoxylin oder Alaunkarmin zeigen sie sich sehr arm an Chromatin. Die Kerne der übrigen Zellen verhalten sich dagegen ganz anders und zwar werden sie nun reicher an Chromatin. Sie nehmen stark an Größe zu und erhalten einen — nicht selten auch zwei — große Kernkörperchen, die sich sehr stark mit Kernfärbungsmitteln färben. Der Durchmesser des ruhenden Kernes erreicht nun manchmal die Hälfte desjenigen der Zelle. Das äußere Aussehen des Protoplasmas der Zellen bleibt wesentlich das frühere, indem nur seine gleichmäßig wabige Struktur, die sich auch im Leben sehr schön sehen lässt, etwas feiner wird. Die drei Makromeren werden jedoch viel blasser und durchsichtiger.

Von diesem Stadium ab beginnt die allmähliche Differenzirung der Keimblätter, wenn man überhaupt von solchen bei *Nephelis* reden kann, wo diese Anlagen in sehr komplicirter Weise entstehen. Je-

doch kann man schon jetzt für einige der Anlagen ihre zukünftige Bedeutung feststellen.

Die drei Makromeren *A*, *B*, *C* nehmen an den weiteren Entwicklungsvorgängen nicht mehr Theil, wie wir es des Weiteren sehen werden. Nach ROBIN's (1875) Angaben nehmen sie Theil an der Anlage des eigentlichen Embryonalkörpers und zerfallen endlich in mehrere kleinere Zellen. RATHKE (1862) ließ sie bekanntlich den hinteren Saugnapf bilden, was bald durch LEUCKART (1863) widerlegt wurde. Letzterer äußerte dabei die Meinung, dass sie den Urnieren von *Hirudo medicinalis* analoge Gebilde darstellen. KOWALEVSKY (1871, p. 3) vermuthete, dass aus diesen drei Zellen die Keimstreifen hervorgehen. BÜTSCHLI (1877, p. 245) verfolgte die drei Zellen bis auf ein sehr spätes Stadium und bestätigte die Angabe ROBIN's. BALFOUR (1880, p. 334) schließt sich BÜTSCHLI's Ansicht an, was die Entstehung der ersten drei Ektodermzellen betrifft. Er meint, dass auch die weitere Vermehrung der Entodermzellen auf Kosten dieser drei Makromeren vorgeht, was nach der Analogie mit *Clepsine* zu vermuthen wäre. Dagegen meint BERGH (1885, p. 292), dass die drei Zellen »später einem Resorptionsprocesse anheimfallen«. In letzterer Zeit hat FILATOFF (1898, 1900) die Ansicht aufgestellt, die er auch durch Abbildungen zu bestätigen sucht, dass die drei Zellen beim Wachsthum der Larve am Hinterende bleiben, und in der Richtung nach vorn kleine Zellen erzeugen, die zu Entodermzellen werden. Derselben Meinung ist auch PERRIER (Traité de Zoologie). Ich glaube hier bestimmt sagen zu können, dass die drei Makromeren *A*, *B* und *C*, nachdem sie die drei ihnen entspringenden Mikromeren abgeschnürt haben (*a*, *b*, *c*) und eine von ihnen (*B*) eine Zelle (B^g) in das Innere geliefert hat, ihre Thätigkeit abschließen und nun ihre Kerne anfangen allmählich zu degeneriren. Ihr Plasma dürfte aber höchstwahrscheinlich von Wanderzellen der Larve resorbirt werden, die möglicherweise von ROBIN und BÜTSCHLI (s. oben) für Zerfallzellen der Makromeren gehalten wurden.

Ich konnte niemals mehr eine Andeutung irgend welchen Theilungsprocesses an den drei genannten Zellen wahrnehmen. Auf ganz späten Stadien (Fig. 35, Taf. XXIV) sah ich sie noch am hinteren Ende der Larve. Ihr Plasma, welches sich relativ stark mit Hämatoxylin färbt, hatte nun wenig scharfe Grenzen, die Kerne erschienen als große abgeplattete Bläschen mit schwachen Spuren von Chromatin, wie auch schon auf früheren Stadien. FILATOFF meint (1900, p. 48) Chromatinpartikeln in dem Plasma der Zellen

selbst gesehen zu haben und schließt daraus, dass diese Chromatintheilchen, welche aus dem Kern herstammen sollen, sich mit dem Plasma der Zelle umgeben können und als Zellen sich isoliren, die sich den benachbarten Entodermzellen anschließen. Derartige Zellen, zwischen Entoderm und den drei großen Makromeren, hat er nämlich gesehen und abgebildet (1900, Fig. 12, Taf. XXII, auch 1898 Textfig. p. 646). Davon später mehr. Was aber die sich stark färbenden Theilchen in dem Plasma der Makromeren betrifft, so halte ich sie für eine Degenerationserscheinung und man kann jedenfalls nicht behaupten, dass diese Theilchen aus dem Kern auswandern. Die Kerne der Makromeren sind von Anfang an sehr arm an Chromatin. Eine Entstehung des Chromatins aus dem Plasma der drei Makromeren meint aber FILATOFF sicher nicht.

Die an dem animalen Pole liegenden vier Mikromeren a, b, c, d, die sich mit den Mikromeren von *Clepsine* identificiren lassen, liefern einen Theil des larvalen Ektoderms, und zwar gehen sie alle in die Bildung des Kopfzapfens ein. Bekanntlich liefern die vier Mikromeren von *Clepsine* (WHITMAN) das Ektoderm des Kopfabschnittes. Die Zellen $D^{1.1}$ und $D^{1.2}$, die WHITMAN (1887) nach der Analogie mit *Clepsine* als Neuroblasten bezeichnet und welche mit den vorderen zwei Mesomeren von *Rhynchelmis* (nach VEJDOVSKÝ, 1886) verglichen werden können, bleiben längere Zeit hindurch passiv und liefern schließlich je eine Reihe von Zellen in den Rumpfkeimen und zwar höchstwahrscheinlich entstehen aus ihnen die zwei inneren Zellenreihen, welche die Nervenkette bilden, wodurch die eben angeführte Bezeichnung WHITMAN's (Neuroblast) bestätigt wäre. Darüber aber später.

Die an dem vegetativen Pol liegenden Zellen $D^{1.3}$, $D^{1.4}$, $D^{2.1}$, $D^{2.2}$, welche aus der Theilung der zwei größeren Zellen D^1 und D^2 entstanden sind, werden schließlich nach lebhafter Vermehrung das larvale Ektoderm (des Rumpfes), Muskel- und Nervenzellen, wandernde Zellen des Rumpfes, endlich die Keimstreifen (oder die Rumpfkeime und Kopfkeime, wie man jetzt diese Anlage, nach der BERGH'schen Terminologie, nennt) und einen Theil des Entoderms liefern. Der übrige Theil des Entoderms entsteht aber direkt aus den schon erwähnten drei im Inneren des Embryo liegenden Zellen B^g, $D^{1.g}$, $D^{2.g}$.

Nachdem also das Ei in dem Ruhezustand die obenerwähnten Veränderungen erfuhr, geht die Entwicklung weiter. Der Embryo behält dabei die charakteristische dreilappige Form, die für die Orientirung der Präparate von besonderem Werth ist, weil die durch

die Centra der drei Makromeren (die diese Form verursachen) bestimmte Ebene der Horizontalebene des erwachsenen Thieres ziemlich parallel läuft. Auch die für Schnitte bestimmten Eier, die in der Eiweißmasse eingeschlossen sind, lassen sich dadurch orientiren, dass sie gewöhnlich so liegen, dass die erwähnte Ebene in der natürlichen Lage im Kokon meist horizontal liegt. Die dreilappige Form des Embryo ist aber nicht immer gleich ausgesprochen, indem sie sich manchmal einem Kreis nähert, wie es z. B. auf der Fig. 12 (Taf. XXII) zu sehen ist. Eine strenge Gesetzmäßigkeit in dem Vorkommen dieser dreilappigen Form konnte ich nicht finden.

Der nächste Fortschritt der Entwicklung besteht darin, dass fast gleichzeitig eine Vermehrung der drei Zellgruppen stattfindet, die wir eben besprochen haben: der animalen Gruppe, der vegetativen Gruppe und der Entodermanlage. Die Figg. 15, 15*a*, 16, 16*a* (Taf. XXII) und 17 (Taf. XXIII) stellen solche Stadien dar; Figg. 15 und 17 sind vom vegetativen Pole gegeben, die Fig. 16 dagegen im Profil. Die vier größeren Abkömmlinge der *D*-Makromere $D^{1.3}$, $D^{1.4}$, $D^{2.1}$, $D^{2.2}$ vermehren sich in der Weise, dass jede sich parallel der Längsachse des Embryos theilt; jede dieser Zellen wird also eine Zelle seitwärts abschnüren in der Richtung gegen die ihr anliegende Makromere *A* oder *B*. Die Zellen $D^{1.4}$ und $D^{2.1}$ schnüren also je eine Zelle nach *A*, dagegen die $D^{1.3}$ und $D^{2.2}$ je eine nach *B* zu ab. Auf der Fig. 15 (Taf. XXII) ist ein Stadium abgebildet, wo die Theilung der Zellen $D^{2.1}$ und $D^{2.2}$ schon seit einiger Zeit vollendet ist und die Kerne ihr normales Aussehen erhalten haben. Dagegen sind auf der Fig. 17 (Taf. XXIII) die Zellen $D^{1.3}$ und $D^{1.4}$ gerade in der Theilung getroffen, indem man in $D^{1.4}$ die Äquatorialplatte, in $D^{1.3}$ das Auseinandergehen der Chromosomen bemerkt. Während derselben Zeit theilte sich die Entodermzelle $D^{2.g}$ in zwei Zellen von fast gleicher Größe: $D^{2.g.1}$ und $D^{2.g.2}$ (Fig. 15, Taf. XXII). Auch am animalen Pol findet eine Erzeugung neuer Zellen statt und zwar schnüren die zwei Mikromeren *b* und *d* je eine Zelle nach dem Inneren ab (b^2 und d^2), welche viel größer sind als die flachen Zellen (b^1 und d^1), die an der Oberfläche bleiben. Man könnte auch diesen Vorgang derart auffassen, dass die Zellen *b* und *d* je eine äußere flache Zelle b^1, d^1 abspalten, wodurch die Deutung des Vorganges dieselbe bleiben wird. Auf den Figg. 15*a* und 16*a* (Taf. XXII) sieht man solch eine Zelle d^1 und die ihr entsprechende tiefer liegende d^2, welche beide aus der Mikromere *d* entstanden sind. In Fig. 16 ist die Mikromere *b* gerade in der Theilung getroffen, aus welcher die zwei Zellen b^1 und

b^2 hervorgehen. Bald theilen sich auch die hinteren Mikromeren c und a in derselben Weise in je eine größere Zelle in der Tiefe und eine oberflächliche. Auf Fig. 18 (Taf. XXIII) ist die Zelle c gerade in dieser Theilung begriffen, dagegen hat die ihr entsprechende Zelle a (Fig. 18a, Taf. XXIII) sich schon getheilt; von den zwei aus ihr entstandenen Zellen a^1 und a^2, liegt a^2 tief von der Zelle a^1 bedeckt. Auf diesem Präparat (Figg. 18 und 18a, Taf. XXIII) war die Furchungshöhle nicht wahrnehmbar.

Die vier am animalen Pol liegenden flachen Zellen a^1, b^1, c^1, d^1 bilden eine Art Scheibe und liegen Anfangs alle vier ganz oberflächlich. Indessen beginnen die zwei Zellen b^1 und d^1 sich allmählich in die Tiefe einzuschieben, zwischen die ihnen entsprechenden Mikromerenderivate a^1 und c^1 einerseits und die Zellen $D^{1.1}$ und $D^{1.2}$ andererseits. Dabei ändern sie ihre Gestalt, indem sie sich parallel der Längsachse des Embryo ziemlich in die Länge strecken. Wenn man sie jetzt von dem animalen Pol betrachtet (Fig. 20, Taf. XXIII), so erscheinen die Zellen b^1, d^1 ganz klein, in der Profilansicht sind sie längsgestreckt und stark zwischen die Zellen $D^{1.1}$, $D^{1.2}$ hineingepresst. Dies geschieht dadurch, dass die frühzeitig entstandenen Zellen $D^{1.1}$ und $D^{1.2}$ nunmehr nach der Seite und gegen den animalen Pol geschoben werden, wobei sie die Zellen b^1 und d^1 seitlich überlagern.

Die Erzeugung neuer Zellen geht nun nicht mehr regelmäßig weiter; und es ist ziemlich schwer dieselben genau zu verfolgen, weil die Theilungen sehr rasch verlaufen, so dass man nur zufällig auf Kerntheilungsfiguren stößt. Die Untersuchung an lebenden Eiern ist an diesen Stadien schon fast unmöglich.

Hauptsächlich vermehren sich jetzt die Zellen des vegetativen Poles. Dies wurde schon von Robin (1875) beobachtet, doch gelangte er zu keiner genauen Einsicht. Auch die im Inneren des Embryo befindlichen Zellen bleiben nicht passiv und ihre Zahl wird allmählich größer, indem einige von ihnen besonders blass auszusehen anfangen und anscheinend den Charakter der Deutolecithzellen annehmen, wie es schon Bütschli (1877) beschrieb. Dies steht höchst wahrscheinlich mit dem Auftreten der larvalen Mundöffnung im Zusammenhang. Schon auf Fig. 20 (Taf. XXIII) bemerkt man zwischen den Zellen a^1, b^1, c^1 und d^1 eine kleine Öffnung (o), die zwischen den tiefer liegenden Zellen a^2, b^2, c^2, d^2 in ein dünnes Rohr übergeht. Diese Öffnung hat schon Bütschli beschrieben (1877) und als Mundöffnung bezeichnet, da sie zweifellos dem Mund der Larve entspricht

und bei der weiteren Entwicklung zu diesem wird. Die Mundöffnung bildet sich also als eine Spalte zwischen den vier flachen Mikromerenabkömmlingen a^1, b^1, c^1, d^1 und wir finden hier keine Andeutung einer Ektodermeinstülpung. Diese Ansicht wurde vor Kurzem durch FILATOFF (1898, p. 646) ausgesprochen. Die in der Tiefe liegenden Zellen a^2, b^2, c^2, d^2 bilden den Schlund, welcher also ektodermaler Natur ist und dessen Lumen in derselben Weise wie das des Mundes entsteht, d. h. durch ein Auseinanderweichen der Zellen a^2, b^2, c^2, d^2. Diese vier Zellen, welche ich als Ösophagealzellen bezeichnen werde, sind sehr durchsichtig und verharren längere Zeit hindurch ziemlich passiv und ohne Lageveränderung, indem sie immer ein sehr regelmäßiges Viereck bilden. So viel ich bemerken konnte, produciren sie während der nächsten Entwicklungsstadien nur ganz wenige Zellen und zwar schnüren sie kleinere Zellen in der Richtung gegen die Oberfläche ab. Darüber weiter unten Näheres. Der Schlund führt in eine an diesem Stadium sehr geringfügige Darmhöhle, die an der Stelle der ursprünglichen Furchungshöhle liegt und nach allen Merkmalen aus jener direkt entsteht. Das Darmlumen ist an Totalpräparaten nicht immer gut nachzuweisen, dagegen konnte ich sein Vorhandensein an Paraffinschnitten leicht konstatiren. Ich bemerke hier, dass manchmal Stadien vorkommen, welche mehr Zellen besitzen, als das auf Fig. 20 (Taf. XXIII) dargestellte und noch keine Mundöffnung erkennen lassen. Es ist bei *Nephelis* überhaupt ziemlich häufig, dass gewisse Entwicklungsvorgänge eine Verspätung zeigen, wie auch BRANDES vor Kurzem (1901) bemerkte, was die Untersuchung der Furchung sehr erschwert.

Wenden wir uns etwas genauer zu Fig. 20 (Taf. XXIII).

Die vier ektodermalen Zellen a^1, b^1, c^1, d^1 und die ihnen zugehörenden, tiefer liegenden a^2, b^2, c^2, d^2 sind, wie oben bemerkt, sehr regelmäßig angeordnet, besonders die letzteren, welche ein Quadrat bilden und an ziemlich weit entwickelten Embryonen, ja sogar an jungen Larven, wegen ihrer regelmäßigen Anordnung und relativ bedeutenden Größe leicht bemerkt werden. Auf Fig. 34 (Taf. XXIV), welche einen optischen Querschnitt durch eine aus der Eihülle ausgetretene Larve im Niveau des Schlundes darstellt, sieht man noch drei von diesen Zellen (*Oez*), während die vierte sich schon in zwei kleinere (möglicherweise mehrere) getheilt hat.

In Fig. 20*a* (Taf. XXIV), welche dasselbe Stadium und dieselbe Ansicht (von oben), wie Fig. 20 darstellt, nur bei etwas tieferer Einstellung, bemerkt man schon die Andeutung einer Vermehrung der am

vegetativen Pol (*ve*) liegenden Zellen, nämlich deren hinteren Reihe. Die Vermehrung geht hier, wie auch an dem animalen Pol, sehr symmetrisch vor sich, nur theilen sich die Zellen nicht alle gleichzeitig, wodurch eine temporäre Asymmetrie hervorgerufen werden kann, was die Beobachtung mehr oder minder erschwert. Die in der Mitte liegenden zwei Zellen $D^{2.1.1}$ und $D^{2.2.1}$ theilen sich in der Richtung gegen die Oberfläche, so dass je eine Zelle in der Tiefe erzeugt wird, $D^{2.1.1.2}$ und $D^{2.2.1.2}$ und je eine auf der Oberfläche bleibt, $D^{2.1.1.1}$ und $D^{2.2.1.1}$ Figg. 20*a*, 21 und 22*b* (Taf. XXIII). Die theilweise schon in der Masse der ihnen anstoßenden Makromeren *A* und *B* liegenden Zellen $D^{2.1.2}$ und $D^{2.2.2}$ dagegen schnüren je eine Zelle nach seitwärts ab, wie man es aus Fig. 20*a* (Taf. XXIII) ersehen kann, wo die Spindeln in den Zellen $D^{2.1.1}$ und $D^{2.1.2}$ die Richtungen der nächsten Theilung andeuten. Auf Fig. 21 (Taf. XXIII) ist diese Theilung schon abgeschlossen und die aus ihr hervorgegangenen Zellen haben eine regelmäßige symmetrische Anordnung angenommen. Man bemerkt, dass die sechs innen liegenden Zellen der unteren (hinteren im Sinne der Larve) Reihe einen stark gekrümmten Bogen bilden. Diese Anordnung ist einfach mechanisch verursacht, da die ganze Reihe an die drei Makromeren *A*, *B*, *C* stößt und die Zellen sich zwischen jene legen. Auch die vordere Zellenreihe der vegetativen Seite krümmt sich allmählich etwas nach oben (vorn), da ihre Zellen denjenigen der hinteren Reihe fest anliegen. Figg. 21*a* und 21*b* (Taf. XXIII) zeigen denselben Embryo wie Fig. 21 vor der vegetativen Fläche, 21*a* den mittleren optischen Durchschnitt und 21*b* die untere oder animale Fläche.

Die Zellen im Inneren des Embryo haben sich bedeutend vermehrt und zwar nur auf einer Seite, was die ganze innere Anordnung der Zellen auf die linke Seite gegen die Makromere *A* verschoben hat. Wir sehen eine ganze Kette von Zellen, nämlich $D^{2.g.1}$, $D^{2.g.2.1}$, $D^{2.g.2.2}$, $D^{1.g.1}$, $D^{1.g.2}$, während die rechts liegende, schon bei Beginn der Furchung von der Makromere *B* abgeschnürte Zelle B^{g} in der früheren Lage verblieben und keine Theilung erfuhr. Sie ist aber zu beträchtlicher Größe angewachsen, wodurch man sie sofort von anderen benachbarten Zellen unterscheidet.

Dieses Verhalten kann dadurch erklärt werden, dass die links liegenden Zellen aus den zwei ursprünglich von den Zellen D^{1} und D^{2} entstandenen abstammen, dagegen die Zelle B^{g} durch die Makromere *B* abgeschnürt ist. Wenn wir nun die ganze Furchung verfolgt haben werden, so werden wir finden, dass die Zellen D^{1} und

D^2 und fast alle ihre Abkömmlinge — abgesehen von den zwei Zellen $D^{1.1}$ und $D^{2.2}$, die vorerst passiv bleiben, — eine besonders rege Theilungsfähigkeit besitzen und den größten Theil des späteren Thieres liefern.

Im Centrum des auf Figg. 21, 21*a*, 21*b* (Taf. XXIII) dargestellten Stadiums findet sich ein kleiner Hohlraum (*Dh*), der mittels eines feinen Rohrs nach außen mündet. Er ist höchstwahrscheinlich aus der Furchungshöhle hervorgegangen und die erste Anlage der Gastralhöhle; auf Fig. 21*a* ist diese Höhle schief schraffirt. Das Ausmündungsrohr, welches dem larvalen Schlund entspricht, verläuft zwischen den vier Zellen a^2, b^2, c^2, d^2, die man als Ösophagealzellen bezeichnen durfte und die noch an den aus der Eihülle geschlüpften Larven wegen ihrer Größe sich erkennen lassen. Je zwei von diesen Zellen sind auf den Figg. 21*a*, 21*b* dargestellt. Auf den Figg. 21—21*b* ist der Embryo etwas schief gestellt; desswegen kann man den Schlund schlecht unterscheiden. Dagegen sind die Fig. 22—22*b* (Taf. XXIII) bei einer sehr günstigen Lage des Embryo (nahezu von vorn gesehen) aufgezeichnet worden, in welcher die vermehrten Entodermzellen sehr gut hervortreten und die zwischen den Zellen a^1, b^1, c^1, d^1 liegende Mundöffnung (*M*) deutlich wahrzunehmen ist. Den Ursprung der ektodermalen Zellen x, y konnte ich leider nicht beobachten.

Die Betrachtung des folgenden Stadiums der Figg. 23—23*b*, das von der vegetativen Fläche in zwei oberflächlichen (23 und 23*b*) Ansichten und einem mittleren Durchschnitt (23*a*) dargestellt ist, lehrt, dass die beiden Querreihen der Zellen der vegetativen Fläche stark in die Massen der Makromeren eingesenkt sind und nur noch ein Theil der Zellen $D^{1.4.1}$ und $D^{1.3.1}$, sowie die zwei mittleren, nach außen abgespaltenen Zellen der unteren (oder hinteren) Reihe $D^{2.1.1.1}$ und $D^{2.2.1.1}$ zum größeren Theil hervorragen. Die Zellen an den Enden der beiden Reihen sind erheblich vergrößert, so dass ihr Volumen demjenigen der großen entodermalen Zelle B^g (auf diesem Stadium schon zweigetheilt) gleich wird. Doch besteht diese Ähnlichkeit zwischen ihnen nicht lange Zeit, weil, wie bemerkt, die Zelle B^g sich bald in $B^{g.1}$ und $B^{g.2}$ theilt (Fig. 23*a*, Taf. XXIII). Weiter, als bis zu diesem Stadium konnte ich das Schicksal der ursprünglichen drei entodermalen Zellen B^g, $D^{1.g}$, $D^{2.g}$ nicht im Einzelnen verfolgen. Ich bemerke, dass diese Zellen immer im Inneren des Embryos liegen und nur vorübergehend, bei lebhafter Vermehrung der Zellen in einem anderen Theil des Embryo, können

einige von ihnen mehr oder weniger auf kurze Zeit an die Oberfläche der umschließenden Makromeren verschoben werden. Bald nehmen sie aber ihren früheren Platz wieder ein.

Nach Bütschli (1877) sollen diese inneren Zellen in das Entoderm übergehen unter einer temporären Umbildung in Deutolecithzellen. Filatoff (1900, p. 45) hat die drei ursprünglichen Zellen, d. h. B^g, $D^{1.g}$, $D^{2.g}$, auch gesehen, ist aber der Ansicht, dass man sie ohne genauere Ermittelungen nicht als Entoderm bezeichnen darf. Leider hat er dies selbst nicht versucht und die Frage als offene erklärt. Mir scheint, dass die Angabe Bütschli's in diesem Fall sehr genau und wohlbegründet ist. Nachdem ich diese erwähnten Zellen Schritt für Schritt verfolgte und das Stadium Fig. 23*a* mit den späteren verglichen habe, komme auch ich zu der Ansicht, dass Bütschli's Auffassung ganz richtig ist.

Bei der weiteren Entwicklung vermehren sich die Zellen an der vegetativen Fläche rasch. Auf Fig. 23 sehen wir die Zellen $D^{1.4.1}$, $D^{1.3.1}$, $D^{1.4.2}$, $D^{1.3.2}$ der vorderen Querreihe fast gleichzeitig sich theilen, und zwar spalten die ersteren je eine Zelle in der Richtung gegen die Oberfläche ab, während die letzteren je eine Zelle seitwärts abschnüren. Auf Fig. 24*a* (Taf. XXIV) ist derselbe Moment in der Ansicht von oben (vorn) dargestellt, wo die Richtung der Kernspindeln in den Zellen $D^{1.4.1}$ und $D^{1.3.2}$ besser zu erkennen ist. Ungefähr gleichzeitig oder etwas später theilen sich die oberflächlich liegenden zwei Zellen der hinteren Querreihe $D^{2.2.1.1}$ und $D^{2.1.1.1}$, wie aus der Fig. 25 (Taf. XXIV) zu ersehen ist. Auch hat sich die Zahl der Zellen in dieser Querreihe um zwei neue vermehrt, die nun etwas in die Tiefe von den Endzellen der Reihe abgeschnürt werden (Fig. 25*a*, Taf. XXIV). Wie man aus der Fig. 25 entnimmt, sind von allen den 24 Zellen, die aus den ursprünglichen vier Zellen $D^{1.3}$, $D^{1.4}$, $D^{2.1}$, $D^{2.2}$ (Fig. 12, Taf. XXII) herstammen, nur die Abkömmlinge von $D^{2.2.1.1}$ und $D^{2.1.1.1}$ ganz an der Oberfläche der Makromere *C* gelagert, sowie auch die zwei äußeren Zellen der vorderen Reihe $D^{1.4.1.1}$ und $D^{1.3.1.1}$, die theilweise zwischen die Makromeren *A* und *B* sich einschieben. Alle anderen Zellen sind tief nach innen verlängert und einige von denselben stoßen fest an die innen liegenden Entodermzellen an.

Es sind dies im Besonderen die vier inneren mittleren Zellen der hinteren Reihe (Fig. 23, Taf. XXIII) $D^{2.2.2.1}$, $D^{2.2.1.2}$, $D^{2.1.1.2}$, $D^{2.1.2.1}$ (s. auch Fig. 25*b*, Taf. XXIV).

Auf den Figg. 25, 25*a*, 25*b* (Taf. XXIV) haben wir endlich ein

Stadium, wo schon alle embryonalen Anlagen vorhanden sind. Auf Fig. 25 ist die Schicht der Zellen der vegetativen Fläche als parallel dem Gesichtsfelde gelagert dargestellt. An dieser Fläche liegen mehr in der Tiefe auf jeder Seite je fünf durch ihre bedeutende Größe ausgezeichnete Zellen. — Es sind die drei Zellen $D^{1.\frac{3}{4}.1.1}$, $D^{1.\frac{3}{4}.2.1}$, $D^{1.\frac{3}{4}.1.2}$ der vorderen Querreihe, dann (Fig. 25*a*) eine Zelle der hinteren Querreihe $D^{2.\frac{1}{2}.2.2}$ und endlich je eine Zelle von den ganz in der Tiefe liegenden $D^{1.1}$ und $D^{1.2}$ (Fig. 25*b*). Man erinnert sich wohl, dass diese zwei Zellen auf einer sehr frühen Furchungsstufe von der Zelle D^1 producirt wurden und hat wohl bemerkt, dass sie bis jetzt immer passiv geblieben sind. Diese fünf Paar großen Zellen sind die Scheitelzellen oder Teloblasten, welche durch rasche Abschnürung von kleineren Zellen fünf Paar Zellreihen liefern werden, welche die Keimstreifen bilden.

Diese fünf Zellen jeder Seite sind also vollständig mit den fünf Paar großen Endzellen am Hinterende des Rumpfkeimes identisch, wie Bergh von *Nephelis* (1885b) und *Aulastomum* (1885a) angab und entsprechen den fünf Paar Teloblasten, die Whitman (1878) bei *Clepsine* beschrieb und die auch schon von älteren Forschern bemerkt waren. Die Teloblasten sind also sämmtlich Abkömmlinge der vierten Makromere D und zwar sind je vier aus der Zelle D^1 und je eine aus Zelle D^2 entstanden, was bei *Clepsine* in gleicher Weise geschieht. Der Unterschied besteht nur darin, dass es bei *Clepsine* zu keiner so frühzeitigen Absonderung der zwei ersten Teloblasten ($D^{1.1}$ und $D^{1.2}$) kommt, wie bei *Nephelis*. Bei ersterer zerfällt der »primäre Neuroblast« in acht Zellen, welche den aus der Zelle D^1 entstehenden vier Teloblasten bei *Nephelis* entsprechen; von diesen vier wird aber bei *Nephelis* schon eine (resp. das Teloblastenpaar) auf einem ganz frühen Stadium, von ca. 10—14 Zellen, abgeschnürt. Ein ähnliches Verhalten soll nach Vejdovský (1886) bei *Rhynchelmis* vorkommen, wo die vierte Makromere in der Richtung gegen die Mikromeren zwei Mesomeren (das vorderste Paar) abschnürt.

Das fünfte Paar der Teloblasten ($D^{2.1.2.2}$ und $D^{2.2.2.2}$) entsteht aus der hinteren Querreihe der Zellen der vegetativen Fläche und kann wohl seiner Herkunft sowie seiner Lage nach mit den zwei »Mesoblasten« von *Clepsine* verglichen werden.

Bei *Nephelis* ist das Verhalten der ganzen Anlage am vegetativen Pol von derjenigen bei *Clepsine* verschieden, wo die »Meso- und Neuroblasten« unmittelbar neben den Mikromeren liegen, während bei *Nephelis* sich die ursprüngliche Zellenmasse (an der vegetativen

Fläche) weit auf die spätere Rückenfläche erstreckt; erst auf einem Fig. 26 abgebildeten Stadium gewinnen die Teloblasten des Rumpfkeims eine mehr seitliche Lage. Beim weiteren Wachsthum des Embryo, besonders bei der Weiterentwicklung des Entoderms werden die beiden Rumpfkeime mehr seitwärts gedrängt und nähern sich der Ventralseite, um schließlich auf einem relativ sehr weit entwickelten Stadium zusammenzuwachsen (s. dazu die Fig. 1 von Bergh 1885b). Bekanntlich geschieht dieses Zusammenwachsen beider Keimstreifen bei *Aulastomum* (Bergh, 1885a) auf einem viel früheren Stadium als bei *Nephelis*.

Dieser Unterschied in der Lage der Keimstreifenanlage bei *Nephelis* ist offenbar durch die Dotterarmuth der Eier zu erklären im Vergleich mit *Clepsine*, deren Eier bekanntlich sehr dotterreich sind. Wenn wir uns jetzt die Frage stellen, welcher Zellreihe der späteren Keimstreifen entspricht jede der fünf Zellen, so wird es schwer eine genaue Antwort zu geben.

Wie schon eben erwähnt, entsprechen die hinteren Teloblasten, welche aus der hinteren Zellreihe entstanden sind ($D^{2.1.2.2}$ und $D^{2.2.2.2}$), ihrer Lage und ihrem Ursprung nach dem »Mesoblast« bei *Clepsine* (Whitman, 1878, 1887). Leider war in dieser Richtung meine Untersuchung fast ganz fruchtlos und es gelang mir nicht vollständig klar darüber zu werden, hauptsächlich wegen der technischen Schwierigkeiten, welche die Untersuchung dieser Stadien bietet[1]. Jedenfalls ist es mir gelungen die früher von Bergh theoretisch begründete ausgesprochene Vermuthung über die Herkunft der Rumpfkeime in positivem Sinne zu entscheiden und seine Meinung durch Beobachtung zu bestätigen. Bergh bemerkte 1886 (p. 5), dass nach Whitman's »Ergebnissen für *Clepsine*, auch für die Kieferegel nur das Eine möglich sein könne, dass auch hier die vierte größere Furchungskugel durch ihre Theilungen die zehn Scheitelzellen am Hinterende der Rumpfkeime hervorbringt; denn jede andere Annahme würde vollkommsn sinnlos sein«. Die aus der vorderen Querreihe

[1] Ich möchte an dieser Stelle noch bemerken, dass das frühzeitige Entstehen der Zellen $D^{1.1}$ und $D^{1.2}$ vielleicht mit der speciellen Bedeutung, die ihnen — resp. den aus ihnen entstehenden Zellenreihen — zukommt, zusammenhängt. Ich habe nämlich auf späteren Stadien sehen können, dass sie die zwei inneren Reihen liefern, aus welchen nach Bergh die Nervenkette entsteht. Auch bei *Lumbricus* bildet die der Bauchlinie am nächsten liegende Zellreihe die Nervenkette (Bergh, 1890). Diese Ansicht wird bekanntlich durch Apáthy verneint (1889, 1891), der das Nervensystem aus den drei inneren (medianen) Zellreihen sich entwickeln lässt.

entstandenen drei Paar Teloblasten dürften wahrscheinlich die Zellreihen II—IV der Rumpfkeime (s. Bergh, 1891, p. 9) produciren, aus welchen nach Bergh's Angaben — »nach Abgabe einiger zur Bildung der Ringmuskulatur bestimmten Zellen — die ganze definitive Epidermis der Kieferegel« entsteht. Whitman sprach zuerst die Vermuthung aus, dass bei *Clepsine* sich die Nervenkette aus den vier äußeren Zellenreihen entwickelt. Später korrigirte er seine erste Angabe in dem Sinn, dass nur die medianste Zellreihe das Nervensystem giebt, die zwei nach außen folgenden, also mehr seitlich liegenden, werden zu Nephridialreihen, die vierte gäbe das Muskelgewebe. Bergh (1886) bestätigte die Angabe Whitman's bezüglich der Entstehung des Nervensystems aus der mediansten Reihe und widerlegte die Angabe, nach welcher die Nephridien sich aus II und III Zellreihen entwickelten.

In seiner Abhandlung über die Entwicklungsgeschichte von *Nephelis* giebt Filatoff (1900, p. 49) zwei Abbildungen (Fig. 11 *A* und *B*) von einem Stadium und meint, dass die von ihm abgebildeten acht großen Zellen Urzellen der späteren Keimstreifen seien. Die zwei Zellen dagegen, die er mit *mz* bezeichnet und welche jene zwei Zellen darstellen, die auf einem früheren Stadium von D^1 abgeschnürt sind, sollen die tiefere (fünfte) Reihe des Keimstreifens bilden, aus welcher sich das definitive »Mesoderm« entwickeln wird. Es scheint mir aber, dass die Figg. 11 *A* und *B* von Filatoff ein viel früheres Stadium darstellen, als jenes, welches wirklich alle zehn Teloblasten unterscheiden lässt, was man ohne Weiteres aus dem Vergleich seiner Abbildung mit meinen Figg. 22, 24 (Taf. XXIV) und 25, 25*a* (Taf. XXIV) erkennen kann. Die mit *mz* bei Filatoff bezeichneten Zellen scheinen mir sicher mehr den tieferen aus den Mikromeren entstehenden Zellen zu entsprechen, als meinen Zellen $D^{1.1}$ und $D^{1.2}$, die bald nach ihrer Bildung mehr nach den Seiten verschoben werden. Ihren (d. h. $D^{1.1}$, $D^{1.2}$) Antheil an der Bildung der Keimstreifen hat aber Filatoff ganz richtig angegeben. Auch bei Brandes (1901, p. 810) finden wir eine Darstellung der Bildung der Urzellen des Keimstreifens. Brandes giebt sogar Schemata dieses Vorganges, die wahrscheinlich theilweise nach den Verhältnissen von *Clepsine* zusammengestellt sind, wo die mittlere passive Makromere vorn liegt. Bekanntlich ist ihre Lage bei *Nephelis* eine gerade umgekehrte. Er hat auch einen Unterschied in der Größe der zwei aus den vierten Makromeren entstehenden Furchungskugeln angegeben, der in Wirklichkeit, so viel ich sehen konnte, nicht existirt. Nach der Vermuthung

von BRANDES sind auch die zwei sich früh von der vorderen Tochterkugel der vierten Makromere abschnürenden Zellen dazu bestimmt, die »Gewebselemente des Kopfes« zu bilden, mit anderen Worten spricht er die Vermuthung aus, dass sie die Kopfkeime bilden. Wir haben schon gesehen, dass dies nicht der Fall ist; aus welcher Anlage aber thatsächlich die Kopfkeime gebildet werden, werden wir später erfahren.

Man hat wohl schon früher die Frage gestellt: was wird aus den in der Mitte der ganzen Zellgruppe des vegetativen Pols liegenden Zellen hervorgehen? Wir fanden, dass von den 22 Zellen des Stadiums der Figg. 25 und 25*a* (Taf. XXIV) nur acht zu den Teloblasten werden. Was wird nun aus den anderen 14? Schon früher wurde bemerkt, dass die zwei in der Mitte der vorderen Reihe der vegetativen Fläche liegenden Zellen (Fig. 24, Taf. XXIV) — $D^{1.4.1}$ und $D^{1.3.1}$ — je eine Zelle nach außen abspalten, ganz in der Weise, wie die ihnen entsprechenden zwei Zellen der hinteren Reihe $D^{2.2.1}$ und $D^{2.1.1}$ (Fig. 22, Taf. XXIII) auch zwei Zellen nach außen abgeben. Der Unterschied zwischen diesen zwei Paar nach außen abgetrennten Zellen der vorderen und der hinteren Reihe besteht nun darin, dass erstere mehr und mehr von den vorderen Rändern der Makromeren *A* und *B* überwachsen werden, letztere dagegen ganz frei an der Oberfläche des vorderen Randes der Makromere *C* liegen, eine Lage, die auch alle ihre Abkömmlinge behalten. Denn sie (d. h. diese Abkömmlinge) bilden das Ektoderm des Rumpfes der Larve und umwachsen allmählich die Makromeren. An einer gewissen Stelle in der vorderen Region müssen sie aber mit den Mikromeren zusammenstoßen. Wahrscheinlich — es gelang mir nicht dies ganz genau zu beobachten — wird die Grenzlinie zwischen diesen Zellen und den Abkömmlingen der Mikromeren an der Oberfläche des vorderen Abschnittes des Embryo die Grenze zwischen dem Kopfzapfen und dem Rumpfabschnitt darstellen. Wenn ich hier diese Vermuthung ausspreche, so stütze ich mich auf die Beobachtung, dass die Mikromeren, resp. ihre Derivate, eine verhältnismäßig sehr geringe Produktionsfähigkeit besitzen und z. B. auf dem späteren Stadium der Figg. 27, 28 (Taf. XXIV), welches eine junge, aus der Eihülle schon ausgeschlüpfte Larve darstellt, nur sehr wenige Ektodermzellen in der späteren Ventralregion vorhanden sind, während dagegen die ganze Dorsalseite (*d*, ehemalige vegetative Fläche) von den Abkömmlingen der erwähnten Zellen umwachsen ist. Man bemerkt sogar, dass die letzte Zelle in der Theilung begriffen ist; dagegen ist die Zahl der

Mikromerenderivate ganz gering. Auch in früheren Stadien konnte man wohl wahrnehmen, dass die Zellen a^1, c^1, d^1, b^1, nur ganz wenige Zellen an der Oberfläche producirt haben und mehr solche nach der Tiefe lieferten. In diesem Fall stehen meine Beobachtungen mit den von BERGH öfters ausgesprochenen Ansichten bedeutend in Widerspruch. BERGH (1886, p. 5) vermuthet nämlich, dass die Mikromeren — resp. ihre Abkömmlinge — sämmtliche »übrigen Furchungsprodukte nach und nach umwachsen und sich zum primitiven Ektoderm (Larvenepidermis) ausbilden sollen«. Es ist aber wohl auch sehr begreiflich, dass er zu dieser Ansicht kam, wenn man sich nur daran erinnert, dass »ein solcher Vorgang — ein Ausbreiten des kleinzelligen Theils des Eies um den großzelligen herum — bekanntlich eine sehr große Verbreitung hat«. [So schrieb nämlich BERGH (1886, p. 6), indem er die Beobachtung WHITMAN's über das Entstehen des definitiven Ektoderms aus der Nachkommenschaft der Mikromeren durch Umwachsen der Makromeren verneinte.] Auch muss man nicht aus den Augen lassen, dass es sich um eine theoretische Ansicht handelt, die sich nicht auf Untersuchungen des betreffenden Objekts stützt. Wenn wir jetzt die Bildung des Kopfektoderms aus den Mikromeren und das Entstehen der Rumpfepidermis aus den Keimstreifen bei *Clepsine*, wie es BERGH (1886) vermuthete, mit den oben erwähnten Beobachtungen, die ich an *Nephelis* machte, vergleicht, so findet man eine vollkommene Übereinstimmung zwischen den beiden Vorgängen, so dass man das Kopf- und Rumpfektoderm der *Nephelis*-Larve mit der Kopf- und Rumpfepidermis der *Clepsine*, die eine direkte Entwicklung durchmacht, leicht homologisiren könnte. Nun hat zwar BERGH später (1890, p. 14) seine eben angedeutete Vermuthung, dass die definitive Epidermis von *Clepsine* »aus den oberen Zellreihen des Keimstreifens sich entwickle«, zurückgenommen.

Nach dem aber, was wir bei *Nephelis* gesehen haben, wäre es auch nicht unwahrscheinlich, dass die definitive Epidermis bei *Clepsine* in der Rumpfregion sich in der Weise entwickelt, wie es BERGH früher vermuthete; sie wäre nämlich auf noch ganz frühen Furchungsstadien angelegt und zwar von den Derivaten der vierten Mikromere her, bevor diese sich zu Teloblasten entwickelte. In diesem Fall hätten wir, wie gesagt, eine vollständige Homologie dieser Gebilde mit den entsprechenden Gebilden der Larve von *Nephelis*. Dass auch KLEINENBERG (1886, p. 129) einen ähnlichen Gedanken gefasst haben mag, beweist wohl folgende Stelle: »so bleibt doch noch zu wissen, wie die vergängliche Epidermis entsteht, und diese Frage

scheint BERGH sich gar nicht vorgelegt zu haben[1]. Könnte sie nicht aus derselben Quelle entspringen, wie die bleibende Epidermis und das Nervensystem, und nur früher als diese zur Ausbildung kommen?« Diese Frage KLEINENBERG's stimmt mit dem, was für *Nephelis* eben angegeben ist, vollständig überein. Eine ähnliche Bildung des Ektoderms giebt anscheinend auch SALENSKY (1885) für *Branchiobdella* an.

Auch wenn wir uns der Entstehung der larvalen Exkretionsorgane, der bekannten Urnieren, erinnern, welche nach BERGH's Untersuchungen bei *Nephelis* und *Aulastomum* (1885) aus dem Keimstreifen als Nebenäste sich entwickeln, um später zu Grunde zu gehen, so wird es vielleicht möglich, dies mit der Bildung der larvalen Haut, die auch später abgeworfen wird, zu vergleichen.

In der hinteren Querreihe der vegetativen Fläche finden wir endlich auf dem Stadium Fig. 22 (Taf. XXIII) noch vier mittlere tief liegende Zellen, die auf dem Stadium Fig. 25*a* (Taf. XXIV) noch mehr in die Tiefe gerückt sind und jetzt auf sechs vermehrt in einer gekrümmten Querreihe sich angeordnet haben (gelb getont). Diese Zellen, die den früher geschilderten Entodermzellen unmittelbar anliegen, gesellen sich zu dem Entoderm und bilden, so weit ich es beobachten konnte, den hinteren Abschnitt des Darmes. Sie bilden sich im Weiteren in typische Deutolecithzellen um. Aus dem Vergleich der Fig. 25*a* mit der Fig. 26 (Taf. XXIV) geht dies ganz klar und unzweifelhaft hervor. Man sieht nämlich auf dem Präparat, von welchem Fig. 26 stammt, keine den sechs mittleren Zellen der hinteren Querreihe von Fig. 25*a* ähnliche Zellen, vielmehr liegen an der gleichen Stelle und fast in derselben Anordnung vier typische Entodermzellen und neben ihnen die zwei anderen zwischen den ursprünglichen Entodermzellen gelagert, von welchen sie schon nicht mehr zu unterscheiden sind. Diese Beobachtung wird wohl nicht leicht mit der Keimblättertheorie in Einklang zu bringen sein und von denen, die in den Keimstreifen Mesodermstreifen sehen, mit Skepticismus entgegengenommen werden. Wenn man sich aber erinnert, welchen Antheil die Keimstreifen an der Bildung des Nervensystems nehmen, sowie dass fast alle[2] anderen ektodermalen Ge-

[1] Es handelt sich um die Arbeit von BERGH, »Über die Metamorphose von *Nephelis*«. 1885.

[2] Ich sage fast alle, weil auch BERGH vermuthete, dass die larvalen Nervenzellen vielleicht an der Bildung der Bauchkette Theil nehmen. Auch theile ich nicht BERGH's Ansicht über das Entstehen der Ringmuskelfasern, welche, so

bilde des Kieferegelkörpers aus den Kopf- und Rumpfkeimen hervorgehen, wie es die geistvollen Untersuchungen von BERGH gezeigt haben, so wird man sich auch darüber nicht wundern. Wir haben auch schon oben gesehen, dass die zwei Tochterzellen der vierten Makromere je eine innen liegende Zelle produciren, die schon BÜTSCHLI (1877) zum Entoderm rechnete, obwohl er ihr Entstehen aus den Makromeren vermuthete. Ich glaube, dass auch diese Thatsache meine Ansicht und Beobachtung bestätigen kann, denn wenn aus dieser Anlage schon zwei Teloblasten $D^{1.1}$ und $D^{1.2}$ und zwei Entodermzellen sich gebildet haben, warum sollte es dann nicht möglich sein, dass von ihr noch einmal ähnliche, d. h. Entodermzellen gebildet würden. Überhaupt weist die Entwickelung der Hirudineen so viele merkwürdige Momente auf, dass man kaum eine scharfe Grenze zwischen »Keimblättern« finden könnte, und es wird daher besser sein, von ihnen vorerst in dem Sinne scharf abgesonderter embryonaler Anlagen nicht zu sprechen.

Ich muss bei dieser Gelegenheit noch einmal auf die von PERRIER Traité de Zoologie) ausgesprochene und durch FILATOFF (1898, p. 646; 1900, p. 48) gestützte Ansicht über die Theilnahme der drei passiven Makromeren an der Bildung des Entoderms zurückkommen. Diese Ansicht, welche sich auf die sehr verbreitete Entstehung des Entoderms aus den Makromeren stützt, wofür wir ein Beispiel bei *Clepsine* haben, trifft für *Nephelis* nicht zu. Und was die Beobachtung von FILATOFF (ibid.) angeht, so bin ich der Meinung, dass es sich hier einfach um ein Missverständnis handelt. FILATOFF zeichnet nämlich zwei anscheinend in dem Inneren der rechten Makromere (s. seine Fig. 12, Taf. II, 1900; sowie Fig. 1, p. 646, 1898) liegende Zellkerne, die sich später mit Plasma umgeben und zum Entoderm treten sollen. Auch zwischen der asymmetrischen (mittleren) und der linken Makromere sehe ich einen ähnlichen Zellkern. Nun habe ich häufig beobachten können, dass in der Rinne zwischen der mittleren und den zwei seitlichen Makromeren Ektodermzellen liegen, deren Kerne manchmal paarweise angeordnet sind. Falls die betreffende Stelle nun nicht genau im Profil liegt (was auf einem Paraffinschnitte natürlich nur sehr selten zu bekommen ist, da die Orientirung so kleiner Objekte, wie die *Nephelis*-Larven, außerordentlich

---

viel ich auf meinen Präparaten bei *Aulastomum* sehen konnte, in die definitiven Ringmuskeln übergehen (mindestens in einen Theil derselben), was mit E. MEYER's Vermuthung (1901) übereinstimmen würde.

schwer ist)[1] und besonders, wenn diese Stelle unter einer der Makromeren liegt, sieht es bei oberflächlicher Betrachtung aus, als ob in dem Inneren der Makromere Zellkerne lägen. Bringt man aber durch Drehen die Larve in verschiedene Lagen und verfolgt diese Kerne, so überzeugt man sich, dass sie zu gewöhnlichen Ektodermzellen gehören. Ich selbst habe auch diese Zellkerne zuerst für innen liegende gehalten, überzeugte mich aber bald, dass es ein Irrthum war.

Ich muss nun noch einen weiteren Punkt erörtern. Auf den von Filatoff gegebenen Abbildungen ist der Embryo noch nicht vollständig vom Ektoderm überwachsen. Das Stadium entspricht etwa dem von mir auf den Figg. 27, 28 (Taf. XXIV) und Figg. 29, 30 (Taf. XXIV) abgebildeten. Nun konnte ich bemerken, dass das Umwachsen des Embryo in der Weise sich vollzieht, dass die Zellen sich zuerst in die Rinnen schieben, zwischen der mittleren und den zwei seitlichen Makromeren und erst etwas später auch den gewölbten Theil der Makromeren bedecken.

In Bezug auf die Theilnahme, welche die oben besprochenen tiefen Zellen des mittleren Theils der hinteren Querreihe an der Bildung des Entoderms nehmen, wäre noch eine kurze, aber nichtsdestoweniger interessante Angabe Whitman's zu berücksichtigen. In seiner »Rekapitulation« der Entodermbildung bei *Clepsine* (1887, p. 138) sagt er: »It is possible that the residual mesoblasts (the remnants left after the completion of the germ-bands) contribute to the formation of the Mesenteron. Such a termination of their history has not been ascertained, but is suggested by the fate of the posterior macromere in *Rhynchelmis.*« Nach den Beobachtungen Vejdovský's an *Rhynchelmis* (*Euaxes*) [1886, p. 235(10)] liefert nämlich die vierte hintere Makromere die »Mesomeren«, die wohl den Teloblasten der Keimstreifen zu vergleichen sind, und theilt sich hierauf, um mit den anderen drei Makromeren an der Bildung des Entoderms Theil zu nehmen.

Wenn wir uns jetzt wieder den Figg. 25 und 25*a* (Taf. XXIV) zuwenden, so finden wir noch vier Zellen, über deren Schicksal ich nicht vollständig ins Klare kommen konnte. Zwei von ihnen, nämlich $D^{2.2.1.2}$ und $D^{2.1.1.2}$, sind auf der Fig. 25 in der Tiefe liegend zu sehen, die zwei anderen, $D^{1.4.1.2}$ und $D^{1.3.1.2}$, sind bedeutend

[1] Filatoff hat seine Beobachtungen auf Paraffinschnitten gemacht.

größer und ihrer äußeren Gestalt nach den Teloblasten ähnlich. Sie liegen etwas von den ersteren bedeckt, haben aber noch einen Theil ihrer Oberfläche frei. Wahrscheinlich werden die unteren (hinteren) zwei Zellen $D^{2.2.1.2}$ und $D^{2.1.1.2}$ die Muskel- und Mesenchymzellen, sowie die verzweigten Zellen des Rumpfes, welche BERGH für Nervenzellen hält, liefern, dagegen könnten die zwei anderen größeren Zellen eine Anlage des Kopfkeimes darstellen. Sie entsprächen auch ihrer Lage nach den zwei Teloblasten, aus welchen BRANDES (s. sein Schema *C*, Fig. 343, p. 810, 1901) die Kopfkeime sich entwickeln lässt. Bekanntlich existiren über das Entstehen der Kopfkeime zwei Ansichten. Nach BÜTSCHLI (1877) sollen sie sich aus einer gemeinsamen Anlage mit den Rumpfkeimen entwickeln, die erst bei dem Wachsthum der Larve von einander getrennt werden, um später wieder zusammenzuwachsen. Die andere Ansicht, als deren Vertreter SEMPER (1876, p. 246—247, 368) und BERGH (1885 und andere Arbeiten) genannt werden können, lässt die Kopfkeime aus einer Ektodermeinwucherung des Kopfzapfens entstehen, und führt sie also auf Mikromeren zurück. Zuerst hat SEMPER diese Ansicht ausgesprochen. Nach seinen Angaben entstehen die Kopfkeime »aus der Vereinigung zweier in Halbkreisbögen den Schlund des Embryo umspannender Einsenkungen aus dem Ektoderm«. In derselben Weise schilderte er die Bildung des Rumpfkeimes, welcher auch aus einer Ektodermeinwucherung entstehen sollte, was aber später bekanntlich von BERGH widerlegt wurde. Dagegen konnte anscheinend BERGH die Bildung der Kopfkeime nicht beobachten und seine Meinung ist daher nicht auf Thatsachen gestützt. Auch die Ansicht, dass die Kopfkeime abgetrennt von den Rumpfkeimen sich bilden, gründete sich bei SEMPER (l. c.), wie bei BERGH auf Beobachtungen viel späterer Stadien als die, welche BÜTSCHLI untersuchte (s. BÜTSCHLI, 1877, Fig. 11, Taf. XVIII). Doch hat BÜTSCHLI seine Ansicht unter Reserve ausgesprochen und das letzte Wort ist das von BERGH geblieben.

In letzterer Zeit wurde BÜTSCHLI's Ansicht von FILATOFF (1901, p. 51) vertheidigt, der auf Schnitten einen Zusammenhang zwischen den Kopf- und den Rumpfkeimstreifen sah. Er giebt eine Abbildung von seinem Präparat (Taf. II, Fig. 13), die jedoch nicht besonders beweisend ist. Auch sieht er die Reste des Zusammenhangs zwischen beiden Keimstreifen in zwischen ihnen zerstreuten kleinen verzweigten Zellen. Obwohl ich die oben erwähnte Abbildung FILATOFF's für nicht beweisend halte, schließe ich mich doch vollständig BÜTSCHLI's Ansicht an und zwar nicht aus theoretischen Gründen,

sondern auf Grund eigener Beobachtungen. Es gelang mir nämlich, Präparate von Larven, die in dem von BÜTSCHLI abgebildeten Stadium waren, anzufertigen, deren Studium mich von dem ursprünglichen Zusammenhang zwischen den Kopf- und Rumpfstreifen überzeugte. Wenn dies aber so ist, so wird es auch ganz verständlich, dass die beiden Streifengebilde, welche ein ganz ähnliches Schicksal in den beiden Körpertheilen haben, sich auch aus einer gemeinsamen Quelle entwickeln. Und diese »Quelle« ist die vierte Makromere, resp. ihre vordere Tochterzelle D^1. Die BÜTSCHLI's Abbildung entsprechenden Stadien, von welchen ich eben sprach, sind auf den Figg. 27, 28, 29 und 30 (Taf. XXIV) abgebildet. Ein Stadium, das dem von BÜTSCHLI abgebildeten fast genau ähnlich ist, ist in vier verschiedenen Ansichten dargestellt (Figg. 27—30), das andere, etwas spätere, ist ungefähr das Zwischenstadium zwischen dem der Figg. 12 und 13 von BÜTSCHLI (1877, Taf. XVIII) und ist im seitlichen optischen Durchschnitt (Fig. 31, Taf. XXIV), sowie von der Mundseite (Fig. 33, 34, Taf. XXIV) dargestellt.

Auf Fig. 28 (Taf. XXIV) sieht man den linken Rumpfkeim (*Rkstr*, dunkler getont), der noch ziemlich seitlich gelagert ist, mit den großen vier hinten liegenden und einem seitlich und etwas nach vorn liegenden Teloblasten. Nicht weit von der Mundregion geht der Keimstreifen, dessen Zellen sich von den anderen durch besonders starke Tinktionsfähigkeit unterscheiden, in eine halbkreisförmige Zellenreihe über, deren Zellen sich eben so stark färben; diese Zellenreihe ist auf diesem Stadium noch einfach und umzieht den Schlund auf der dorsalen Seite. Auf Fig. 29 (Taf. XXIV), die einen frontalen optischen Durchschnitt darstellt, kann man deutlich wahrnehmen, dass beide Rumpfkeime an den Schlund anstoßen. Auch an einem sehr genau geführten Frontalschnitt wurden die an Totalpräparaten gemachten Beobachtungen völlig bestätigt. Die Figg. 32, 32*a* (Taf. XXIV) stellen zwei solche auf einander folgende Paraffinschnitte dar, wobei auf Fig. 32*a* die tiefere Zellenschicht abgebildet ist. Auf der Fig. 32 ist der Schlund in der Längsrichtung getroffen und jederseits ziehen ihm drei stärker gefärbte Zellen, die den vordersten Partien der beiden Rumpfkeime oder den letzten (hinteren) Zellen des Kopfkeimes entsprechen. Eine scharfe Grenze zwischen beiden lässt sich natürlich nicht durchführen. Wenn man jetzt tiefer einstellt, so bemerkt man (Fig. 32*a*), dass diese beiderseits liegenden Zellen in eine über dem Schlunde liegende einfache, aus eben so stark gefärbten Zellen bestehende Zellenreihe übergehen. Diese

Zellenreihe ist nichts Anderes als der Kopfkeim und sie liegt unmittelbar dem Ektoderm auf der dorsalen Seite des Schlundes an. Betrachten wir jetzt ein etwas späteres Stadium, in welchem die Larve schon mit Wimpern in der adoralen Region versehen und aus der Eihülle herausgeschlüpft ist. Solch' eine Larve, bei welcher die Muskeln des Schlundes, resp. des Kopfzapfens sich gerade zu entwickeln anfangen, ist auf Fig. 33 (Taf. XXIV) abgebildet. Das Ektoderm ist nur an der Mundöffnung (*M*) angedeutet. Dagegen auf der Fig. 34 (Taf. XXIV) ist eine andere fast ähnlich ausgebildete Larve dargestellt, und zwar ist das Ektoderm in der Mundregion nicht gezeichnet, bis auf einige Ektodermzellen (*Ep*) der Basis des Kopfzapfens und nur die tiefere Ansicht dargestellt. Auf beiden Figuren kann man sehr deutlich den Zusammenhang der Kopf- und Rumpfkeime (*Kk* und *Rk*) erkennen. Die Zellreihe ist einfach in der Mitte über dem Schlund; an den Stellen aber, wo der Kopfkeim in den Rumpfkeim übergeht, wird sie doppelt. Von einer Duplicität des Kopfkeimes, d. h. von einem rechten und linken Theil war nichts zu sehen.

Auf den späteren Stadien trennt sich der Kopfkeim von den Rumpfkeimen, wobei ersterer sich gleichzeitig in zwei seitliche Anlagen theilt. Dies ist wohl sicher eine Folge des außerordentlich starken Wachsthums der Larve, welches mit der Aufnahme des umgebenden Eiweißes eintritt. Diese rein mechanische Aufblähung der Larve geht viel schneller vor sich, als das Wachsthum der Keimstreifen. Bei der in solch' mechanischer Weise entstehenden Abtrennung der Kopf- und Rumpfkeime ist die Grenze zwischen beiden wenig scharf ausgesprochen, indem die vorderen Zellen der Rumpfkeime sich ablösen und zu verzweigten isolirten Zellen werden. Diese Zellen und ihr Entstehen hat neuerdings FILATOFF (1900) beobachtet und ich kann seine Angabe völlig bestätigen.

In seiner Arbeit »Über die Metamorphose von *Nephelis*« (1885 b, p. 297) giebt BERGH folgende Erklärung der Angabe BÜTSCHLI's über die gemeinsame Anlage der Kopf- und Rumpfkeime: »Wahrscheinlich hat er (BÜTSCHLI), indem er die Entstehung der Urnieren verkannte, das erste Paar der Urnierenknospen, die ziemlich nahe am Vorderende der Rumpfkeime von diesen aus dorsalwärts emporsteigen, für die Kopfkeime angesehen, die später einen ganz ähnlichen Verlauf zeigen, jedoch mit den Rumpfkeimen durchaus nicht verbunden sind.« Die Möglichkeit eines solchen Fehlers ist in meinem Fall schon dadurch ausgeschlossen, dass die Urnieren sich erst in einem

Stadium zu bilden anfangen, auf welchem die Larve schon ganz vom Ektoderm umwachsen ist und also meiner Fig. 31 (Taf. XXIV) ähnlich ist. Auf diesem Stadium habe ich ja auch die sich bildenden Urnieren beobachtet, doch sind sie nicht an der Dorsalseite der Larve zusammengewachsen und man kann sie daher leicht von dem Kopfkeim unterscheiden. Letzteren habe ich aber, wie oben erwähnt, auf früheren, aus der Eihülle herauspräparirten Embryonen gesehen, auf welchen noch keine Urnierenanlage zu sehen ist und zwar von verschiedenen Seiten. Dass übrigens auch BERGH, der der meinen Beobachtungen entsprechenden Ansicht über den Ursprung der Kopfkeime nicht ganz fremd gegenüber steht, ergiebt sich daraus, dass er sich nicht bestimmt darüber aussprechen wollte (1885b, p. 297), ob die Kopfkeime »einfache Ektodermwucherungen, wie SEMPER meinte«, sind, »oder in ähnlicher Weise, wie die Rumpfkeime aus einzelnen, sehr frühzeitig in die Tiefe wandernden Zellen entstehen«. Wenn er sich später viel bestimmter über die Entstehung der Kopfkeime äußerte und sagte (1886, p. 4), dass sie »höchstwahrscheinlich durch lokale Wucherungen der Larvenepidermis entstehen« und also (ibid. p. 5) »auf die Anlage der kleinen Furchungszellen zurückzuführen« sind, so war immerhin diese Ansicht theoretisch und stützte sich nicht auf eine Untersuchung der Bildung der betreffenden Anlagen.

Ich muss noch kurz auf die zwei übrig gebliebenen Zellen, die offenbar aus der hinteren Querreihe entstehen und welche auf der Fig. 25*a* (Taf. XXIV) zwischen der hinteren und vorderen Zellenreihe liegen, zurückkommen. Es sind dies die Zellen $D^{2\cdot2\cdot1\cdot2}$ und $D^{2\cdot1\cdot1\cdot2}$, deren Entstehung ich nicht direkt beobachten konnte. Sie liegen also unmittelbar unter den Zellen, aus welchen sich das Ektoderm des Larvenrumpfes bildet, und zwischen diesem und dem Entoderm. Ich vermuthe, dass sie später die Muskel- und Mesenchymzellen und die verzweigten Zellen der Larve, welche BERGH als Nervenzellen betrachtet, liefern. Sie theilen sich später zuerst in der Querrichtung mehrfach so, dass ein dorsaler Längsstrang von Zellen gebildet wird, der zwischen dem Entoderm und Ektoderm des Rumpfes liegt. Wenn wir das auf Fig. 27 (Taf. XXIV) abgebildete Stadium betrachten, welches einen optischen Durchschnitt in der Medianebene einer jungen, aus der Eihülle herauspräparirten Larve darstellt, so sehen wir sehr deutlich diesen Zellstrang (*Ep.v*) in der eben beschriebenen Weise liegend. Die Zellen sind etwas dunkler getont, da sie auch in Wirklichkeit, eben so wie die Keimstreifenelemente, eine relativ starke Tinktionsfähigkeit besitzen. Der Zellstrang ist nicht dick, es

sind höchstens zwei Zellschichten vorhanden, die sogar manchmal in eine übergehen. An der Stelle, wo die distalen Enden der Entodermzellen am weitesten vorspringen, ist der Strang nur eine Zelle dick, während in der Vertiefung, auf der Grenze zweier Entodermzellen, zwei, ja manchmal drei Schichten der betreffenden Zellen über einander liegen. Auf Fig. 30 (Taf. XXIV), welche einen optischen Querschnitt durch dasselbe Stadium (aus demselben Präparat) darstellt, erkennt man den Zellstrang (*Ep.v*) deutlich. Man bemerkt hier drei Zellen im optischen Durchschnitt, die eine dreieckige Figur bilden, welche zwischen zwei Entodermzellen und das Ektoderm eingeschoben ist. Genau dasselbe Bild habe ich auch auf einem Paraffinschnitt durch ein ähnliches Stadium erhalten. Auch auf den Figg. 31, 33, 34 (Taf. XXIV), welche einem späteren Stadium der Entwicklung entnommen sind, sieht man noch diesen Strang in dem medianen Durchschnitt eben so, wie im optischen Querschnitt. Hier tritt er jedoch schon nicht mehr so deutlich hervor, da die Zellen beim Wachsthum der Larve sich mehr nach den Seiten ausbreiten, um sich bald in ihre definitive Gestalt umzubilden. Auf diesem Stadium sind schon die Urnieren angelegt und die Rumpfkeime nähern sich mehr der ventralen Seite. Während dieser Zeit, also während der Entwicklung der Urnieren, die BERGH (1885) genau verfolgt hat, bilden sich an der dorsalen Seite der Larve die Muskel- und Mesenchymelemente und die verzweigten Nervenzellen. Auf noch späteren Stadien konnte ich den Strang nicht mehr nachweisen, da seine Zellen schon alle aus einander gegangen waren.

Zum Schluss will ich noch eine allgemeine Beschreibung der zwei jungen Larvenformen geben, auf welche ich oben schon öfters zu sprechen kam. Es sind nämlich die zwei Stadien, von welchen das eine auf den Figg. 27—30 (Taf. XXIV), das andere auf den Figg. 31, 33, 34 (Taf. XXIV) in verschiedenen Ansichten abgebildet sind.

In den Figg. 27—30 ist das jüngere Stadium dargestellt, welches noch in der Eihülle eingeschlossen ist. Die frühere dreilappige Form ist schon fast ganz verschwunden und der Embryo fast vollkommen kugelig. Nur in den Figg. 29, 30 (Taf. XXIV), von welchen Fig. 29 einen horizontalen Längsschnitt darstellt, Fig. 30 einen optischen Querschnitt, ist die dreilappige Form noch schwach angedeutet. Dies Verschwinden der dreilappigen Form beruht auf der starken Abplattung der drei passiven Makromeren *A*, *B*, *C*, welche ihrerseits von der Größenzunahme des Entoderms abhängt, was eine mehr kugelige

Form des Embryo hervorbringt. Der Körper ist noch nicht überall vom Ektoderm umwachsen, welches zuerst die Rückenseite (*d*) bedeckt und dann von hinten aus sich auf die Bauchseite hinüber erstreckt. An dem Vorderende bemerkt man die kleine, zwischen Ektodermzellen liegende Mundöffnung (*M*), die durch ein schmales Rohr den Schlund (*Oe*) in die Darmhöhle (*Dh*) führt. Die Zellen des Schlundes haben noch keinen epithelialen Charakter angenommen. Sie sind ziemlich groß und stammen direkt von den vier großen, in der Tiefe gebliebenen Theilen der Mikromeren *a*, *b*, *c*, *d*, nachdem diese je eine Ektodermzelle nach außen abgeschnürt haben. Wie wir schon sahen, findet auch später eine Ektodermzellenvermehrung auf ihre Kosten statt. An den oben erwähnten Figuren, sowie an den in Figg. 32 und 32*a* (Taf. XXIV) abgebildeten Paraffinschnitten sieht man, dass die Zahl der Schlundzellen sich stark vermehrt hat; sie bilden nun eine ziemlich starke Wand um das Schlundlumen. Der Mund und Schlund sind einfach als eine Spalte zwischen den Ektodermzellen des vorderen Endes entstanden. Aus der inneren Schicht der Schlundwand entsteht also das Schlundepithel; aus den äußeren Zellen die Muskelzellen des Schlundes. Was das aus großen Zellen bestehende und dem Schlund dorsal anliegende Gebilde betrifft, welches Bütschli als Anlage des Kopfganglion beschrieb und das erst später auftritt, so bildet dieses sich aus dem Schlundepithel durch tangentielle Theilung der Zellen (wie Bergh 1885 ermittelte). In letzter Zeit hat Filatoff (1898, 1900) gefunden, dass diese Zellen als fungirende Drüsenzellen der Larve betrachtet werden müssen. Die Zellen des Schlundes besitzen, wenigstens auf diesem Stadium eine interessante Beschaffenheit. Sie haben nämlich, wie man es auf den Figg. 32, 32*a* (Taf. XXIV) erkennen kann, je zwei Kerne. Wahrscheinlich tritt erst später ihre Theilung ein. Weder an jüngeren, noch an bedeutend späteren Stadien habe ich etwas Ähnliches in den Schlundzellen beobachtet.

Die Darmhöhle (*Dh*) der Larve, die zur definitiven Darmhöhle wird und aller Wahrscheinlichkeit nach aus der ursprünglichen Furchungshöhle abgeleitet werden muss, ist auf diesem Stadium sehr klein und von den typischen Deutolecithzellen umgrenzt, die erst auf ganz späten Stadien, nach dem Verlassen des Kokons, sich allmählich in gewöhnliche Epithelzellen umbilden. An der Bauchseite sind die Entodermzellen von den drei Makromeren bedeckt, dagegen auf der dorsalen Seite von dem Ektoderm, während in der dorsalen Mittellinie zwischen ihnen und dem Ektoderm der oben beschriebene Zellen-

strang liegt, welcher sich später abplatten wird; seine aus einander gehenden Zellen bilden dann (s. oben) die Muskel- und Mesenchymzellen und die verzweigten [Nerven-] Zellen der Larve. Seitlich davon, von den zwei seitlichen Makromeren *A* und *B* von außen und dem Entoderm von innen umgrenzt, liegen die allmählich in die Länge wachsenden Rumpfkeime (*Rk*), welche vorn in eine halbkreisförmige, den Schlund dorsal umgreifende Zellenreihe — die Kopfkeime (*Kk*) — übergehen. Am hinteren Ende jedes Rumpfkeimes bemerkt man die durch ihre Größe sich auszeichnenden fünf Teloblasten (Fig. 28 *1—5*, Taf. XXIV), von denen vier direkt hinten liegen, während der fünfte, der ventralste, etwas nach vorn gerückt ist.

Wenn wir uns dem späteren Stadium (Fig. 31, Taf. XXIV) zuwenden, so bemerken wir, dass die runde Form der Larve in eine mehr ovale längsgestreckte übergegangen ist. Die Makromeren *A*, *B*, *C* sind ganz ans Hinterende gerückt und der Mund ziemlich auf die Dorsalseite verschoben, was für die *Nephelis*-Larve ein sehr charakteristisches Merkmal ist. Auf diesem Stadium ist die Mundregion schon bewimpert und der Kopfzapfen beginnt sich zu bilden. Die ganze Körperoberfläche ist nun vom Ektoderm umwachsen, dessen Zellen durch die Anfüllung der Gastralhöhle mit Eiweißmasse stark gedehnt und daher abgeplattet sind.

Sehr häufig sieht man zwei Ektodermzellenkerne zusammenliegen. Sie sind beide offenbar aus derselben ursprünglichen Zelle entstanden. Die Zellgrenzen des Ektoderms sind noch zu erkennen. Wie Bergh in allerjüngster Zeit (1901) für *Aulastomum* nachwies und was auch für *Nephelis* gilt, vermehren sich nur die Kerne der Ektodermzellen und zwar durch Amitose, was nach modernen Ansichten auf eine Degeneration der Zellen deuten soll.

Die Zahl der Entodermzellen hat sich ziemlich vermehrt, die Darmhöhle ist wegen des verschluckten Eiweißes viel größer geworden. Auf Fig. 34 (Taf. XXIV) sieht man, wie einige sich stärker färbende Zellen der äußeren Schicht der Schlundwand einige kleine Fortsätze besitzen; einige der Zellen sind schon ziemlich stark zwischen Schlund und Kopfzapfenbasis ausgezogen und haben die typische Gestalt der Schlundmuskelzellen der *Nephelis*-Larve angenommen. Mit der Vergrößerung der Kopfzapfenhöhle — die, so viel ich sehen konnte, durch das Auseinandergehen der Zellen entsteht — strecken sich die Zellen der äußeren Schicht der Schlundwand in die Länge. Hierdurch wird also die Ansicht E. Meyer's (1901) bestätigt, der die larvalen Muskeln der Hirudineen aus dem Ektoderm ableitet.

Die drei Makromeren *A*, *B*, *C* bilden jetzt weniger als $^1/_5$ des Volumens der Larve und liegen ganz am Hinterende. Die Rumpf- und Kopfkeime sind ziemlich gewachsen; die Anlagen der Urnieren sind aufgetreten, die als dorsalwärts sich abschnürende Knospen von den Rumpfkeimen aus entstehen (BERGH, 1885 b) und später einen durch eine feine Öffnung nach außen (BERGH, 1901; SUKATSCHOFF, 1900) mündenden Kanal darstellen.

Die Kopf- und Rumpfkeime sind auf diesem Stadium noch nicht von einander gesondert.

Wenn wir jetzt das Mitgetheilte kurz zusammenfassen wollen, so wäre Folgendes das Wesentliche der beschriebenen Entwicklungsvorgänge:

1) Durch eine totale, inäquale Furchung des Eies entsteht bei *Nephelis* eine achtzellige Blastula, welche aus vier Mikro- und vier Makromeren besteht, indem, wie auch bei anderen Würmern, Mollusken etc., überhaupt überall wo ein Doppelquartett von Furchungszellen auftritt, jede Blastomere des ursprünglich vierzelligen Stadiums je eine Mikromere liefert. Im Innern findet sich ein kleiner Hohlraum — die sogen. Furchungshöhle, die aller Wahrscheinlichkeit nach sich später zu der larvalen und definitiven Darmhöhle ausbildet. Da jedoch in diesem Fall noch kein Entoderm gebildet ist und als Furchungshöhle in der Regel der durch Auseinanderweichen der Ekto- und Entodermzellen zwischen beiden entstehende Raum bezeichnet wird, so ist die erwähnte Höhle nicht einer eigentlichen Furchungshöhle gleichzustellen, sondern dem Spaltraum, der auch anderwärts vorübergehend oder dauernd zwischen den ersten Blastomeren auftritt.

2) Bei der weiteren Entwicklung des Eies bilden die Mikromeren das Ektoderm des Kopfzapfens, sowie die Schlundwand und die Muskulatur des Larvenschlundes. Überhaupt geht der Kopfzapfen ganz und gar — die Kopfkeime ausgeschlossen — aus den vier Mikromeren hervor.

3) Von den vier Makromeren — des achtzelligen Stadiums — verhalten sich drei, nachdem eine von ihnen eine Entodermzelle in das Innere abgeschnürt hat, bei der weiteren Entwicklung vollständig passiv. Sie bleiben eine längere Zeit hindurch frei liegen und erst zur Zeit des Ausschlüpfens der Larve aus der Eihülle werden sie vom larvalen Ektoderm umwachsen, und liegen am hinteren Ende des Larvenkörpers, wo sie wahrscheinlich von wandernden Zellen der Larve allmählich resorbirt werden. Diese drei Makromeren

müssen den drei in den Aufbau der Darmwand von *Clepsine* eingehenden Makromeren homolog sein; durch eine später erworbene Komplicirung in der Entwicklung von *Nephelis* wird ihr Schicksal von dem bei *Clepsine*, wo sie völlig zum Entoderm werden, verschieden.

4) Die vierte Makromere spielt die Hauptrolle bei der Entwicklung von *Nephelis.* Sie bildet folgende Anlagen: zuerst theilt sie sich in zwei D^1 und D^2 Zellen, von welchen jede je eine Entodermzelle in die Tiefe abschnürt; dann erzeugt die vorderste (D^1) noch zwei kleine Zellen, die den Mikromeren anliegen und sich längere Zeit hindurch passiv verhalten und dann je eine Zellenreihe in den Rumpfkeim geben, nämlich die der Medianlinie der Bauchseite anliegende, aus welcher der Bauchnervenstrang (Bergh) entsteht. Diese beiden Zellen entsprechen ihrer Bildung nach den zwei vorderen Mesomeren von *Rhynchelmis*, sie werden von Whitman als Neuroblast bezeichnet. Weiter theilen sich die zwei Zellen (D^1, D^2), indem jede eine Querzellenreihe an dem vegetativen Pol des Eies erzeugen. Die zwei Endzellen der hinteren Reihe sind die zwei Mesoblasten von Whitman und bilden die in den Rumpfkeimen tiefer liegenden Zellenreihen, aus welchen die »innere Muskelplatte« entsteht. Aus den in der Mitte der hinteren Zellenreihe am vegetativen Pol liegenden Zellen entstehen durch Abspaltung nach außen flache Zellen, die das Ektoderm des Rumpfes der Larve geben; die tiefer bleibenden Zellen gehen in das Entoderm und bilden die hintere Darmwand der Larve unter Umbildung in Deutolecithzellen. Die vordere Zellenreihe geht vollständig in die Bildung des Keimstreifens auf, indem die vier Zellenpaare, aus welchen sie besteht, sich folgendermaßen anordnen: zwei tiefer in der Mitte liegende, durch Abspaltung entstandene Zellen möchte man als Anlage der Kopfkeime betrachten; die sechs höheren — doch nicht an der Oberfläche liegenden, obwohl ihre Urzelle frei nach außen lag — gehen in die Bildung der drei Paar lateralen Zellenreihen ein, aus welchen nach Bergh's Angaben für *Aulastomum* »nach Abgabe einiger zur Bildung der Ringmuskulatur bestimmter Zellen die ganze definitive Epidermis des Rumpfes der Kieferegel« entsteht.

5) Zwischen den beiden Zellenreihen am vegetativen Pol des Eies kann man noch zwei symmetrisch liegende Zellen wahrnehmen, deren Ursprung mir etwas unklar geblieben ist. Sie entsprechen ihrer Lage nach dem dorsalen Zellstrang der etwas späteren Stadien. Aus diesem Zellstrang entsteht ein Theil der Muskel-, Nerven- und wandernden

Mesenchymzellen der Larve (der andere Theil der Muskel- und Mesenchymzellen entsteht [BERGH] aus dem Rumpfkeim).

6) Die Kopf- und Rumpfkeime entstehen also aus einer gemeinsamen Anlage von der vierten Makromere aus und verlieren ihren Zusammenhang durch starke Größenzunahme des Rumpfes der Larve, was durch das Verschlucken des in dem Kokon befindlichen Eiweißes hervorgerufen ist. Später wachsen sie zusammen.

7) Die Mundöffnung der Larve entsteht auf sehr frühen Furchungsstadien als Spalte zwischen den Ektodermzellen (wie es auch von FILATOFF angegeben ist). Der Schlund wird durch Abspaltung von Zellen in die Tiefe gebildet.

So weit die Thatsachen. Der naheliegenden Erörterung verschiedener theoretischer Fragen möchte ich mich hier enthalten, da meiner Ansicht nach die Entwicklung von *Nephelis* noch nicht vollständig genug aufgeklärt ist. Es sind mir nämlich noch einige Punkte unklar geblieben, die weitere Untersuchungen erfordern. Hier will ich mich nur vollständig der Ansicht WHITMAN's und BERGH's anschließen, welche *Clepsine* für eine primitivere Form halten und die Komplikationen bei der Entwicklung von *Nephelis* für später erworbene, durch das Auftreten der Metamorphose hervorgerufene annehmen. Ich mache hier diese Bemerkung, weil sich BRANDES vor Kurzem in ganz entgegengesetztem Sinne ausgesprochen hat und ich stütze mich dabei u. A. auch auf das ganz merkwürdige Verhalten der drei passiven Makromeren. Letztere sind, wie schon BERGH bemerkte, den drei Makromeren von *Clepsine* homolog und ihr auffallend verschiedenes Schicksal kann man unter keinen Umständen für etwas Primitives halten. Von anderen Auffassungen BRANDES', wie z. B. von dem »Generationswechsel« bei *Nephelis*, beabsichtige ich hier nicht zu sprechen, obgleich ich namentlich der letzteren Ansicht in keiner Weise zustimme.

Zum Schluss sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. O. BÜTSCHLI, unter dessen Leitung und Theilnahme diese Untersuchung ausgeführt ist, für die stete Anregung und werthvolle Unterstützung bei meiner Arbeit, sowie für das Interesse, welches er ihr widmete, meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Auch Herrn Professor Dr. A. SCHUBERG schulde ich meinen besten Dank für seine liebenswürdigen Rathschläge. Endlich danke ich meinem verehrten Kollegen Herrn Dr. R. GOLDSCHMIDT für die Durchsicht meines Manuskriptes auf das Beste.

St. Petersburg im März 1902.

Verzeichnis der citirten Litteratur.

1888. St. Apáthy, Analyse der äußeren Körperform der Hirudineen. In: Mitth. a. d. Zool. Station zu Neapel. Bd. VIII.

1889. —— Nach welcher Richtung muss die Nervenlehre reformirt werden? In: Biol. Centralblatt. Bd. IX.

1891. —— Keimstreifen und Mesoblaststreifen bei Hirudineen. In: Zool. Anz. Bd. XIV.

1880. Fr. Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie. I. Deutsche Übersetzung von Vetter. Jena.

1884. R. S. Bergh, Thatsachen aus der Entwicklungsgeschichte der Blutegel. In: Zool. Anzeiger. Bd. VII. Nr. 160.

1885 a. —— Die Metamorphose von Aulastomum gulo. In: Arb. a. d. zool.-zoot. Institut Würzburg. Bd. VII.

1885 b. —— Über die Metamorphose von Nephelis. In: Diese Zeitschr. Bd. XLI.

1886. —— Über die Deutung der allgemeinen Anlagen am Ei der Clepsine und der Kieferegel. In: Zool. Anzeiger. Bd. IX. Nr. 216.

1890. —— Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden. I. Zur Entwicklung und Differenzirung des Keimstreifens von Lumbricus. Diese Zeitschr. Bd. L.

1891. —— Idem. II. Die Schichtenbildung im Keimstreifen der Hirudineen. Ebenda. Bd. LII.

1901. —— Kleinere histologische Mittheilungen. Ebenda. Bd. LXIX.

1901. G. Brandes, siehe 1901. R. Leuckart.

1876. O. Bütschli, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Konjugation der Infusorien. In: Abhandl. der Senckenberg. Naturf. Gesellsch. Frankfurt a. M.

1877. —— Entwicklungsgeschichtliche Beiträge. III. Zur Kenntnis des Furchungsprocesses und der Keimblätterbildung bei Nephelis vulgaris Moqu. Tand. In: Diese Zeitschr. Bd. XXIX.

1899. E. F. Byrnes, The Maturation and Fertilization of the Egg of Limax agrestis L. In: Journ. of Morphol. Vol. XVI. November.

1899. R. Fick, Über die Reifung und Befruchtung des Axolotleies. In: Diese Zeitschr. Bd. LVI.

1898. D. Filatoff, Einige Beobachtungen über die Entwicklungsvorgänge bei Nephelis vulgaris Moqu. Tand. In: Zool. Anzeiger. Bd. XXI. Nr. 576.

1900. —— Zur Entwicklungsgeschichte von Nephelis vulgaris. (Russisch.) In: Arb. d. hydrobiol. Station am Glubokoïesee. Aus den Verhandl. d. Abth. f. Ichthyologie. Bd. III d. K. Russischen Acclimatisationsgesellsch. Moskau.

1845. H. Frey, Zur Entwicklungsgeschichte des gemeinen Blutegels (Hirudo vulgaris Müll. u. Nephelis vulgaris Savigny). In: Göttingensche gelehrte Anzeigen. Bd. I des Jahrg. 1845. Auch französisch in: l'Institut. Tome XIII. Paris 1845.

1877. O. Hertwig, Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. In: Morphol. Jahrb. Bd. III.

1882 a. I. Iijima, The Structure of the Ovary and the Origin of the Eggs and the Eggs-Strings in Nephelis. In: Zool. Anz. Bd. V. Nr. 101.

1882b. I. Ijima, On the Origin and Growth of the Eggs and Eggs-Strings in Nephelis with some Observations on the »Spiral-Aster«. In: Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. XXII.

1817. J. R. Johnson, Observations in the Hirudo vulgaris. In Philosophical transactions of the Royal Society. Part I. Auch in: Isis. 1818. p. 398.

1886. N. Kleinenberg, Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus. In: Diese Zeitschr. Bd. XLIV.

1890. E. Korschelt und K. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Spec. Theil. Erstes Heft Vermes, bearb. von E. Korschelt.

1896. K. v. Kostanecki und A. Wierzejski, Über das Verhalten der sogen. achromatischen Substanzen im befruchteten Ei. Nach Beobachtungen an Physa fontinalis. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVII.

1871. A. Kowalevsky, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. In Mém. d. l'Acad. Imp. des Sc. d. St. Pétersbourg. VII Série. T. XVI, No. 12.

1863. R. Leuckart, Die menschlichen Parasiten und die von ihnen herrührenden Krankheiten. Bd. I. Leipzig u. Heidelberg.

1901. —— Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten. 2. Aufl. Bd. I. 6. Lief. (Schluss) nach dem Tode des Verfassers bearbeitet von Dr. G. Brandes. Leipzig.

1881. E. L. Mark, Maturation, Fecundation and Segmentation of Limax campestris. In: Bullet. Mus. Comp. Zool. Harvard College. Vol. VI.

1901. E. Meyer, Studien über den Körperbau der Anneliden. In: Mitth. a. d. Zool. Station zu Neapel. Bd. XIV.

Edm. Perier, Traité de Zoologie. Paris.

1862. H. Rathke, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Leipzig.

1869. Fr. Ratzel, Vorläufige Nachricht über die Entwicklungsgeschichte von Lumbricus und Nephelis. In: Diese Zeitschr. Bd. XIX.

1861. Ch. Robin, Sur le mode de production des petits globes vitellins, d'ou provient le blastoderme chez les Mollusques et les Hirudinées. In: l'Institut. T. XXIX. p. 291.

1875. —— Mémoire sur le developpement embryogénique des Hirudinées. In: Mém. d. l'Acad. des Sciences. T. XL.

1885. W. Salensky, Études sur le développement des Annélides. IIe Partie. Développement de Branchiobdella. In: Arch. de Biologie. T. VI.

1876. C. Semper, Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere. III. Strobilation und Segmentation. In: Arb. a. d. zool.-zoot. Institut Würzburg. Bd. III.

1900. B. Sukatschoff, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. I. Zur Kenntnis der Urnieren von Nephelis vulgaris und Aulastomum gulo. In: Diese Zeitschr. Bd. LXVII.

1886. Fr. Vejdovský, Die Embryonalentwicklung von Rhynchelmis (Euaxes). In: Sitzungsber. d. k. böhmisch. Gesellsch. der Wissenschaften, März.

1832. R. Wagner, Bruchstücke aus der Entwicklungsgeschichte des gemeinen Blutegels. In: Isis (von Oken).

1887. Ch. O. Whitman, The Embryology of Clepsine. In: Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. XVIII.

1887. —— A Contribution to the History of the Germ-layers in Clepsine. In: Journ. of Morph. Vol. I.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenbezeichnung:

A, B, C, D, die vier Makromeren;
a, b, c, d, die vier ihnen entsprechenden Mikromeren;
an, animaler Pol;
ds, Dorsalseite;
Dh, Darmhöhle;
Ent, Entodermzellen;
Ep.v, dorsaler Zellstrang, unmittelbar unter dem Ektoderm;
Fh, Furchungshöhle;
Kk, Kopfkeim;
Kpfzp, Kopfzapfen;
M, Mundöffnung;
Mes, Mesenchymzellen;
Mskz, Muskelzellen;
Oe, Schlund;
oe.z, Ösophagealzellen;
Rk, Rumpfkeim;
Schl.m, Schlundmuskeln;
T, Teloblasten;
Un, Urnieren;
v, Ventralseite;
ve, vegetativer Pol.

Sämmtliche Abbildungen, mit Ausnahme der Fig. 26, Taf. XXIV, sind mittels des ZEISS'schen Zeichenapparates (nach ABBÉ) entworfen. Die Entodermzellen sind mit gelbem Ton bezeichnet. Die Bezeichnung der einzelnen Furchungszellen ist in der Regel in deren Kern eingeschrieben. Der Raumersparnis wegen sind in der Lithographie alle Abbildungen um $^1/_3$ verkleinert.

Tafel XXII.

Fig. 1. Vierzelliges Stadium (vom animalen Pol). Alle vier Kerne sind in Vorbereitung zur Theilung und mit Strahlung umgeben. Chromosmiumessigsäure, DELAFIELD's Hämatoxylin. Obj. 8 mm, Oc. 12 (ZEISS).

Fig. 2. Sechszelliges Stadium (vom animalen Pol). In den Blastomeren *A* und *C* sieht man Kernspindeln. Diese Blastomeren sind also im Begriff zwei weitere Mikromeren *a* und *c* zu erzeugen. In der Makromere *D* ist der Kern mit einer doppelten Strahlung versehen und wieder in Vorbereitung zur Theilung. Chromessigsäure; DELAF. Hämatoxylin. Obj. 8 mm, Oc. 12 (ZEISS).

Fig. 3. Acht bis neunzelliges Stadium (vom animalen Pol). Die zwei Mikromeren *a* und *c* sind eben abgeschnürt worden. Die Makromere *D* ist in Theilung begriffen, aus welcher zwei große Zellen entstehen werden, D^1 und D^2. Man bemerkt eine kleine Furchungshöhle (*Fh*). Die Mikromeren haben sich alle in der Richtung des Uhrzeigers um 45° verschoben (sogen. Spiralfurchung). Chromessigsäure, DELAF. Hämatoxylin. Obj. 8 mm, Oc. 12 (ZEISS).

Fig. 4. Neunzelliges Stadium im Ruhezustande (vom animalen Pol). Am animalen Pol liegen die vier Mikromeren, am vegetativen die Zelle D^2. Zwischen letzterer und den Mikromeren die Zelle D^1. Chromessigsäure, Alaunkarmin. Obj. 8 mm, Oc. 12 (ZEISS).

Fig. 5. Dasselbe Präparat in Profilansicht, von der Seite der Makromere *A*, welche eben so wie die zwei linken Mikromeren *d* und *a*, nicht abgebildet ist. Man sieht sehr deutlich die Furchungshöhle (*Fh*).

Fig. 6. Zehnzelliges Stadium (vom animalen Pol). Die Makromere *B* hat

eben eine kleine Entodermzelle *Bg* in das Innere des Eies abgeschnürt. Die Kerntheilungsfiguren in den Zellen D^1 und D^2 sind nicht eingezeichnet. Chromessigsäure, DELAFIELD's Hämatoxylin. Obj. 8 mm, Oc. 12 (ZEISS).

Fig. 7. Dasselbe Präparat in Profilansicht, von der Seite der Makromere *A*, welche, sowie die Makromere *B* und die zwei rechten Mikromeren *b* und *c*, auf der Abbildung fehlen.

Fig. 8. Die obere Zellenlage eines vierzelligen Stadiums vom animalen Pol. Die Entodermzelle $D^{1.g}$ ist eben abgeschnürt, wie es besser auf den folgenden Figg. 8*a*, 9*a* zu sehen ist. Chromessigsäure, DELAF. Hämatoxylin. Obj. 4 mm, Oc. 6 (ZEISS).

Fig. 8*a*. Die tiefere Zellenlage desselben Embryos wie Fig. 8. Man sieht deutlich, dass die Zelle $D^{1.g}$ von der Zelle D^1 soeben abgeschnürt ist. Beide Kerne zeigen noch Strahlung. Die Zelle D^2 ist im Begriff die dritte Entodermzelle $D^{2.g}$ zu bilden. Obj. 4 mm, Oc. 6 (ZEISS).

Fig. 9. Ansicht desselben Embryos von der rechten Seite. Obj. 4 mm, Oc. 6 (ZEISS).

Fig. 9*a*. Derselbe Embryo von der linken Seite. Obj. 4 mm, Oc. 6 (ZEISS).

Fig. 10. Weiteres Stadium vom vegetativen Pol. Theilung der Zellen D^2 und D^1 in der Querrichtung. Chromessigsäure, DELAF. Hämatoxylin. Obj. 8 mm, Oc. 12 (ZEISS).

Fig. 11. Derselbe Embryo, wie Fig. 10, in Profilansicht, von der linken Seite (optischer Durchschnitt). Einstellung auf die rechten Pole der Kernspindeln von D^1 und D^2. Die Makromere *B* ist nicht abgebildet. In den Zellen D^1 und D^2 sind die sogen. »Spiralaster« zu sehen. Obj. 8 mm, Oc. 12 (ZEISS).

Fig. 11*a*. Derselbe Embryo wie Fig. 11, von derselben Seite; tiefere Einstellung auf die linken Pole der Kernspindeln von D^1 und D^2. Die Makromere *A* ist nicht dargestellt.

Fig. 12. 16zelliges Stadium vom vegetativen Pol gesehen. Oberflächenansicht. Chromessigsäure, DELAF. Hämatox. Obj. 4 mm, Oc. 6 (ZEISS).

Fig. 12*a*. Derselbe Embryo in gleicher Lage. Tiefere Einstellung, so dass die Zellen des animalen Pols gesehen werden.

Fig. 13. Dasselbe Stadium in Profilansicht von der (rechten) Seite der Makromere *B* gesehen. Die Furchungshöhle *Fh* ist sehr gut zu sehen. Obere (rechte) Hälfte des Embryo. Obj. 4 mm, Oc. 6 (ZEISS).

Fig. 13*a*. Linke Hälfte des Embryo in derselben Ansicht. Obj. 4 mm, Oc. 6 (ZEISS).

Fig. 14. Derselbe Embryo von oben (vorn). Obere Zellenlage. Obj. 4 mm, Oc. 6 (ZEISS).

Fig. 14*a*. Tiefere Zellenlage dieses Embryos in derselben Ansicht. Obj. 4 mm, Oc. 6 (ZEISS).

Fig. 15. 20zelliges Stadium vom vegetativen Pol. Obere Zellenlage; die zwei äußeren Zellen in der hinteren Reihe $D^{2.1}$ und $D^{2.2}$ haben sich getheilt, resp. je eine etwas größere Zelle seitwärts abgeschnürt. Auch die Entodermzelle $D^{2.g}$ hat sich in zwei $D^{2.g.1}$ und $D^{2.g.2}$ getheilt. Chromessigsäure, DELAFIELD's Hämatoxylin. Obj. 4 mm, Oc. 6 (ZEISS).

Fig. 15*a*. Tiefere Ansicht dieses Embryos in derselben Ansicht (animale Fläche). Die Mikromere *d* ist in zwei Zellen zerfallen, eine äußere, flache d^1 und eine innere, größere, d^2.

Figg. 16 u. 16*a*. Hohe und tiefe Zellenlagen in Profilansicht eines etwas

späteren Stadiums (Ansicht von der rechten Seite). Die Mikromere *b* (Fig. 16) theilt sich in eine flache äußere und eine größere innere Zelle. Chromessigsäure; DELAFIELD's Hämatoxylin. Obj. 4 mm, Oc. 6 (ZEISS).

Tafel XXIII.

Fig. 17. Etwas weiter entwickeltes Stadium. Ansicht auf den vegetativen Pol. Obere Zellenlage. Die Zellen $D^{1.3}$ und $D^{1.4}$ bilden in derselben Weise wie $D^{2.1}$ und $D^{2.2}$ in Fig. 15 (Taf. XXII) durch Theilung je ein Paar Zellen, die sich den hinteren Querreihen entsprechend anordnen. Die anderen Verhältnisse des Embryos sind wie in Fig. 15. Chromessigsäure, DELAFIELD's Hämatoxylin. Obj. 4 mm, Oc. 6 (ZEISS).

Figg. 18 u. 18*a*. 24zelliges Stadium, in Profilansicht von der Seite der Makromere *B* (der rechten Seite) gesehen. Fig. 18, höhere Zellenlage (rechte Hälfte). Fig. 18*a*, tiefere Zellenlage (linke Hälfte). Die Mikromeren *a*, *b*, *d* haben sich schon getheilt, und je eine flache, äußere Zelle, a^1, b^1, d^1, und eine größere, tiefere Zelle, a^2, b^2, d^2, gebildet. Die vierte Mikromere *c* dagegen ist im Begriff sich zu theilen. Die Entodermverhältnisse sind dieselben geblieben, wie Figg. 15 16 und 16*a*. Chromessigsäure, DELAFIELD's Hämatoxylin. Ocj. 4 mm, Oc. 6 (ZEISS).

Figg. 19 u. 19*a*. Derselbe Embryo (wie Fig. 18) von oben (vorn) gesehen; höhere und tiefere Zellenlage. Man bemerkt sehr deutlich die quadratförmige Anordnung der tiefer liegenden Zellen. a^1, b^1, c^1, d^1, sowie das allmähliche Einsinken der seitlichen Zellen an dem vegetativen Pol in die Zellenmasse der Makromeren *A* und *B*. Chromessigsäure, DELAFIELD's Hämatoxylin. Obj. 4 mm, Oc. 6 (ZEISS).

Fig. 20. Etwas späteres Stadium (von 25 Zellen) von oben (vorn). Höhere Zellenlage (Hälfte). Die Zellen $D^{1.1}$ und $D^{1.2}$ sind aus einander gerückt. Sie nehmen jetzt eine seitliche Lage an und pressen die Zellen d^1 und b^1, zwischen welchen, und den a^1 und c^1, sich durch Spaltung eine Mundöffnung (*M*) bildet. In der Tiefe liegen die vier inneren Mikromerenabkömmlinge a^2, b^2, c^2, d^2. Chromessigsäure, DELAFIELD's Hämatoxylin. Obj. 4 mm, Oc. 6 (ZEISS).

Fig. 20*a*. Tiefere Zellenlage (Hälfte) desselben Embryos. Die Entodermverhältnisse sind unverändert. Die Zellen $D^{2.1.2}$ und $D^{2.1.1}$ der hinteren Querreihe der vegetativen Fläche sind in Theilung begriffen.

Fig. 21. 35zelliges Stadium vom vegetativen Pol aus gesehen, wo die Zellen sich ziemlich vermehrt haben. Oberflächliche Zellenlage. Aus den in der Fig. 20*a* angegebenen Zelltheilungen sind die Zellen $D^{2.2.1.2}$, $D^{2.1.1.2}$, $D^{2.2.1.1}$, $D^{2.1.1.1}$ und $D^{2.2.2.2}$, $D^{2.2.2.1}$, $D^{2.1.2.1}$, $D^{2.1.2.2}$ entstanden. Die obere (resp. vordere) Querreihe ist unverändert geblieben. Sämmtliche Zellen, außer $D^{2.2.1.2}$ und $D^{2.1.1.2}$ sind von den Makromeren schon fast gänzlich umwachsen. Chromessigsäure, DELAFIELD's Hämatoxylin. Obj. 4 mm, Oc. 6 (ZEISS).

Fig. 21*a*. Tiefere Zellenlage desselben Embryos wie Fig. 21. Die Entodermzellen (gelb getont) der linken Seite, nämlich diejenigen, welche von den ersten Abkömmlingen der vierten Makromere herstammen, haben sich vermehrt, dagegen verblieb die Entodermzelle B^g bis auf dieses Stadium ungetheilt und stark vergrößert. Zwischen ihnen ist ein kleiner Raum, die Gastralhöhle, wahrzunehmen. Auch die zwei Zellen $D^{1.1}$ und $D^{1.2}$ blieben passiv. Obj. 4 mm, Oc. 6 (ZEISS).

Fig. 21*b*. Ganz tiefe Ansicht desselben Embryos, d. h. die den animalen Pol bildenden Zellen. Obj. 4 mm, Oc. 6 (ZEISS).

Fig. 22. Derselbe Embryo von oben (vorn) gesehen (wie Fig. 19). Oberflächliche Zellenlage. Die Mikromeren haben sich stark vermehrt, so dass man

nur einige erkennen und bezeichnen kann. Die Zellen haben zufällig eine sehr symmetrische Anordnung. Zwischen den vier Zellen a^1, b^1, c^1, d^1 ist, als ein kleiner Spalt, die Mundöffnung (*M*) sichtbar. Chromessigsäure, DELAFIELD's Hämatoxylin. Obj. 4 mm, Oc. 6 (ZEISS).

Fig. 22*a*. Tiefere Zellenlage (optischer Durchschnitt) von demselben Embryo wie Fig. 22.

Fig. 22*b*. Tiefste Zellenlage von demselben Embryo.

Fig. 23. Etwas älteres Stadium, vom vegetativen Pol gesehen. Oberflächliche Zellenlage. Die Zelle $D^{1.4.2}$ (Fig. 21) ist auf dieser Abbildung in zwei getheilt: $D^{1.4.2.1}$ und $D^{1.4.2.2}$. Die ihnen entsprechende Zelle $D^{1.3.2}$ der anderen Seite ist in Theilung begriffen. Auch $D^{1.4.1}$ zeigt eine Theilungsfigur. Die hintere, auf der Abbildung die untere, Querreihe von Zellen ist im Vergleich mit der Fig. 21 unverändert geblieben. Chromessigsäure, DELAFIELD's Hämatoxylin. Obj. 8 mm, Oc. 12 (ZEISS).

Fig. 23*a*. Etwas tiefere Ansicht (optischer Durchschnitt) desselben Embryo. Die Zahl der Entodermzellen hat sich vermehrt, nämlich die große Zelle B^g (Fig. 21) ist in zwei Tochterzellen $B^{g.1}$ und $B^{g.2}$ zerfallen. Die früher abgesonderten Zellen $D^{1.1}$ und $D^{1.2}$ fallen durch Größe und ansehnliche Kerne auf. Die Darmhöhle *Dh* ist eben so gut wie auf Fig. 21*a* zu sehen.

Fig. 23*b*. Tiefste Ansicht desselben Embryos; die Zellen der animalen Fläche.

Tafel XXIV.

Fig. 24. Dasselbe Stadium, wie auf Fig. 23, 23*a*, 23*b* (Taf. XXIII) von vorn (oben). Oberflächliche Zellenschicht. Die Anordnung der Zellen ist fast dieselbe wie auf Fig. 22. Chromessigsäure, DELAFIELD's Hämatoxylin. Obj. 8 mm, Oc. 12 (ZEISS).

Fig. 24*a*. Etwas tiefere Zellenschicht desselben Embryo. Man sieht aus den Richtungen der Spindeln in den Zellen $D^{1.4.1}$ und $D^{1.3.2}$, dass dieselben je eine Zelle nach der Peripherie abschnüren werden, welche also etwas oberflächlich liegen werden. Die regelmäßige Anordnung der vier großen Ösophagealzellen ist auf diesem Präparat auch sehr gut zu sehen. Obj. 8 mm, Oc. 12 (ZEISS).

Fig. 24*b*. Tiefste Zellenlage desselben Embryos. Obj. 8 mm, Oc. 12 (ZEISS).

Fig. 25. Etwas späteres Stadium vom vegetativen Pol aus gesehen. Die oberflächlich liegende Zelle $D^{2.1.1.1}$ (Fig. 23, Taf. XXIII) hat sich in drei *r*, *s*, *t* getheilt. Die ihr entsprechende $D^{2.2.1.1}$ ist in der Theilung begriffen. Chromessigsäure. DELAF. Hämatoxylin. Obj. 8 mm, Oc. 12 (ZEISS).

Fig. 25*a*. Etwas tiefere Zellenlage desselben Embryos. Die Zellen der hinteren Querreihe haben sich noch vermehrt. An den Enden der Reihe liegen die »Mesoblasten« ($D^{2.2.2.2}$, $D^{2.1.2.2}$). Zwischen ihnen diejenigen Zellen, welche zum Entoderm werden. Obj. 8 mm, Oc. 12 (ZEISS).

Fig. 25*b*. Tiefste Lage von Zellen desselben Embryos wie 25 und 25*a*.

Fig. 26. Etwas späteres Stadium in der Ansicht vom vegetativen Pol. Halbschematisch, nämlich nicht alle bei dieser Lage zur Ansicht kommenden Zellen sind dargestellt. An der rechten Seite der Abbildung ist nur ein Teloblast $D^{1.2}$) gezeichnet. Die mittleren Zellen (Entoderm) der hinteren Reihe (Fig. 25*a*) haben sich halbkreisförmig geordnet. Chromessigsäure, DELAF. Hämatoxylin. Obj. 8 mm, Oc. 12 (ZEISS).

Fig. 27. Ein viel späteres Stadium, doch noch aus der Eihülle herauspräparirt. Optischer sagittaler Durchschnitt (s. Text p. 355 ff.). Chromessigsäure, DELAFIELD's Hämatoxylin. Obj. 4 mm, Oc. 6 (ZEISS).

Fig. 28. Derselbe Embryo und dieselbe (seitliche) Lage in höherer Einstellung. Die Ektodermzellen an der Oberfläche sind nicht gezeichnet und nur die an der Peripherie angedeutet. Der Kopf- und Rumpfkeim sind dunkler dargestellt. Obj. 4 mm, Oc. 6 (ZEISS).

Fig. 29. Derselbe Embryo wie Figg. 27, 28. Frontaler (horizontaler) optischer Durchschnitt. Obj. 4 mm, Oc. 6 (ZEISS).

Fig. 30. Derselbe Embryo. Ein optischer mittlerer Querschnitt. Obj. 4 mm, Oc. 6 (ZEISS).

Fig. 31. Ein weiter entwickeltes Stadium. Die Larve ist aus der Eihülle herausgeschlüpft. Sagittaler optischer Durchschnitt. In der adoralen Region (späterer Kopfzapfen) bemerkt man eine schwache Bewimperung. Die ganze Larve ist schon vom Ektoderm umwachsen. Chromessigsäure, DELAF. Hämatoxylin.

Fig. 32. Paraffinfrontalschnitt von einem ähnlichen Stadium, wie das der Figg. 27—30. Die Mundöffnung (theilweise) und der Schlund sind in dem Schnitt längs getroffen. Sublimat-Salpetersäure, DELAF. Hämatoxylin. Stärkere Vergrößerung.

Fig. 32*a*. Derselbe bei etwas tieferer Einstellung des Mikroskops.

Fig. 33. Ein Stadium ähnlich dem der Fig. 31. Die Abbildung stellt die vordere (Kopf-) Region dar in der Ansicht auf den Mund (*M*). Die Ektodermzellen sind nur um den Mund herum abgebildet. Der rechte (auf der Abbildung der linke) Rumpfkeim ist auch nicht abgebildet (verletzt). Chromessigsäure, DELAF. Hämatoxylin.

Fig. 34. Ähnliches Stadium wie Fig. 33. Dieselbe Ansicht, nur bei etwas tieferer Einstellung des Mikroskops. Chromessigsäure, DELAF. Hämatoxylin.

Fig. 35. Die hintere Region einer schon sehr großen Larve mit entwickelten Urnieren (*Un*). Ansicht auf das Hinterende. Die drei Makromeren *A*, *B*, *C* mit ihren blasigen Kernen sind als Blasen-Protoplasmaanhäufungen wahrzunehmen. Chromessigsäure, DELAFIELD's Hämatoxylin.

Einiges über Zell- und Kernstrukturen.

Von

Dr. Hch. Stauffacher.

Mit Tafel XXV und 4 Figuren im Text.

Die eigenthümlichen Strukturen, auf welche ich Zellenforscher hiermit aufmerksam machen möchte, sind von mir nicht extra gesucht worden; sie traten mir vielmehr vor ca. 7 Jahren plötzlich vor die Augen anlässlich einer langdauernden, intensiven Betrachtung mikroskopischer Präparate von *Cyclas cornea* L. behufs Studium der Flimmerbewegung in den Kiemen. Zu meiner Überraschung zeigten die Kerne auf einmal Formen und Verhältnisse, die ich früher an denselben Objekten nicht wahrgenommen hatte. Ich schrieb indess der Wahrnehmung zunächst keine Bedeutung bei und führte sie auf allerlei Zufälligkeiten zurück, trotzdem ich meine Präparate mit der größtmöglichen Sorgfalt darzustellen und zu behandeln gewohnt bin. Die Erscheinung wurde daher einstweilen auch nicht weiter verfolgt, bis sie sich im Verlaufe der Untersuchungen über Flimmerzellen geradezu aufdrängte. Um in dieser Angelegenheit das Urtheil von Fachgenossen einholen zu können, eventuell um zu erfahren, ob Andern ähnliche Strukturen auch schon aufgefallen seien, hielt ich dann (vor ca. 4 Jahren) im »zoologischen Kränzchen Zürich« einen Vortrag über die gemachten Beobachtungen; aber keiner der zahlreich anwesenden Forscher hatte je etwas Derartiges bemerkt. Da auch die Bemühungen, meiner Umgebung die Strukturen an Hand meiner Objekte zu demonstriren, so wie ich sie sah, erfolglos blieben, wurde der Fall zum zweiten Mal ad acta gelegt. Ich stand vor einem Räthsel; denn die vorzüglichen Bilder, mit denen ich seit Jahren völlig vertraut zu sein glaubte, schienen mich zu täuschen und da sich zudem in Folge angestrengter mikroskopischer Thätigkeit eine

heftige Augenentzündung einstellte, beschloss ich, das Thema definitiv fallen zu lassen. Aber ich hätte auf jede fernere mikroskopische Thätigkeit verzichten müssen, wenn in mir nicht schließlich doch der Entschluss reif geworden wäre, die gemachte Beobachtung der allgemeinen Diskussion zu unterbreiten; denn thatsächlich konnte ich kein gutes Präparat mehr anschauen, ohne fort und fort auf die Erscheinungen zu stoßen, über die ich im Folgenden kurz referiren möchte.

Zunächst entschloss ich mich zur Anfertigung neuer Präparate und zwar aus zwei Gründen:

1) Lag mir durchaus daran, andere Mikroskopiker von der Existenz der Strukturen, welche ich mit Sicherheit sah, zu überzeugen und dies war mir — wie gesagt — bis jetzt nicht gelungen. Durch Anwendung verschiedener Methoden ließ sich eher ein günstiges Resultat in dieser Beziehung erwarten.

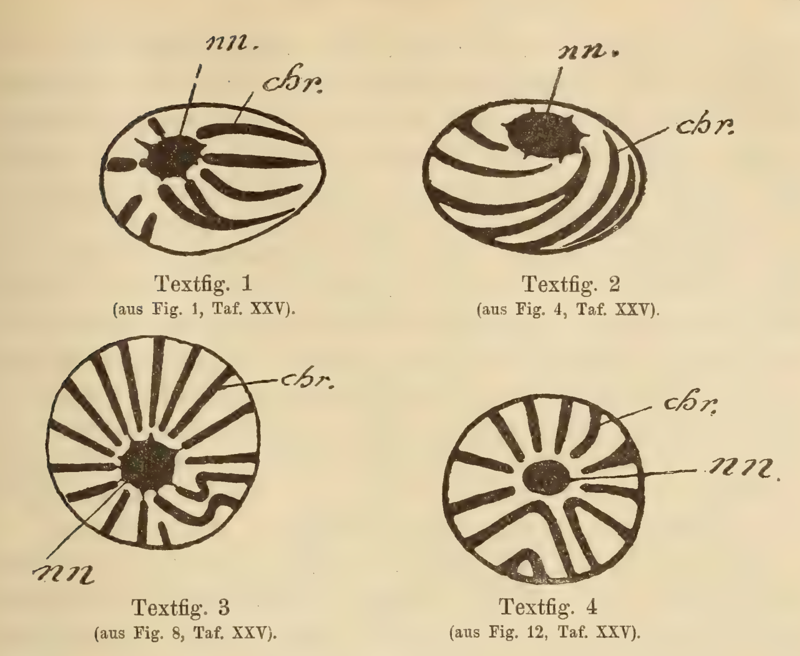
2) Waren die älteren Präparate lediglich durch Sublimat fixirte und durch Boraxkarmin oder Hämalaun gefärbte Schnitte; es musste desshalb wichtig sein zu erfahren, ob andere Reagentien zu demselben Ziele führen und es kamen zur Verwendung: Pikrinschwefelsäure, Platinchlorid-Osmiumessigsäure, Chromosmiumessigsäure, von Farbstoffen noch Hämatoxylin, ganz besonders aber benutzte ich das Verfahren nach HEIDENHAIN. In allen Fällen gelang es mehr oder weniger leicht die Strukturen aufzufinden; ganz besonders ergab die HEIDENHAIN'sche Methode vorzügliche Resultate. — Auch ich muss betonen, dass das Sublimat ausgezeichnet fixirt und bei vorsichtigem Arbeiten jegliche Schrumpfung vermeiden lässt, was im vorliegenden Fall sehr wichtig ist. — Es schien mir ferner — ich glaube diese Beobachtung nicht verschweigen zu dürfen — als ob die älteren Präparate, welche 2 und mehr Jahre geschützt liegen blieben, an Brauchbarkeit noch gewonnen hätten; wenigstens glaubte ich eine schärfere Differenzirung zu erkennen als im Anfang, wo sie frisch untersucht wurden. Es würde mich interessiren zu erfahren, ob dies andernorts auch schon konstatirt werden konnte.

Mit Hilfe der HEIDENHAIN'schen Methode, die bekanntlich sehr starke Vergrößerungen zulässt, gelang es mir endlich, andere Forscher von der Existenz der von mir beobachteten Strukturen zu überzeugen. Ganz besonders interessirte sich gleich von Anfang an mein Freund, Dr. HESCHELER, Privatdocent in Zürich, für die Sache und scheute keine Mühe, die verschiedensten Präparate genau zu prüfen,

wobei es ihm erging wie mir: Ganz plötzlich traten ihm die Strukturen vor die Augen. Wenn aber die Erscheinung dem Beobachter einmal bewusst geworden ist, so konstatirt er sie auch an anderen Objekten relativ leicht.

Die Zeichnungen wurden so genau wie möglich mit ABBE's Apparat hergestellt und zwar meist bei 1000facher Vergrößerung. Nur ganz dünne Schnitte können verwendet und die Blendung muss, in Anbetracht der lichtschwachen Objekte, gut gehandhabt werden. — Als besonders günstig für die Untersuchung erwiesen sich die Elemente des Mantelrandes, dann diejenigen der Kiemen und schließlich wurde die Untersuchung auch auf die anderen Zellarten von *Cyclas cornea* übertragen. In den Fig. 1—14, Taf. XXV habe ich eine kleine Auswahl verschiedener Gewebsbestandtheile zusammengestellt, an deren Hand wir die gemachten Beobachtungen besprechen wollen.

In erster Linie muss auffallen, dass die Chromatinsubstanz in allen Zellen außerordentlich regelmäßig angeordnet ist und ohne Zweifel gegen den Nucleolus hin tendirt (s. Fig. 1, 2, 3, 4 etc., ganz besonders schön Fig. 8). Dieser übt offenbar einen maßgebenden, attraktorischen Einfluss auf die Chromatinsubstanz aus und sehr oft sieht man denn auch viele, sehr dünne, tingirte Fädchen von ihm ausstrahlen und den Chromatinelementen zustreben. Es liegt zwar in den meisten Fällen zunächst ein heller Hof um das Kernkörperchen herum, aber die genannten Fäden gehen durch diesen Raum hindurch und erreichen ganz deutlich das Chromatin. Selbst im ersten Stadium der sich t h e i l e n d e n Zelle gelang es mir, den Nucleolus zu überraschen, wie er das Chromatin um sich versammelt und zu beherrschen scheint (Fig. 14). Meiner Ansicht nach dürfte die Ordnung der färbbaren Kernbestandtheile zum äquatorialen Ring in allererster Linie dem Kernkörperchen zugeschrieben werden; nicht außerhalb des Kerns liegt also die richtende Kraft für das Chromatin, sondern sie ist intranucleär zu suchen und zwar im Nucleolus. Es wird nothwendig sein, diesem Umstand bei Studien über den einstweilen noch unklaren Mechanismus der Kerntheilung vermehrte Aufmerksamkeit zu schenken. — Wollen wir einige besonders charakteristische, auf Taf. XXV gezeichnete Kerne schematisch unter alleiniger Berücksichtigung des Chromatins und der Nucleolen wiedergeben, so resultiren folgende Bilder:



Textfig. 1 (aus Fig. 1, Taf. XXV).

Textfig. 2 (aus Fig. 4, Taf. XXV).

Textfig. 3 (aus Fig. 8, Taf. XXV).

Textfig. 4 (aus Fig. 12, Taf. XXV).

Charakteristisch verhält sich aber in meinen Präparaten noch ein anderer Bestandtheil des Kernes. Höchst regelmäßig sind nämlich auch die nicht oder nur schwach färbbaren *Zwischenräume* zwischen den Chromatinzügen ausgebildet und lange bevor ich weitere Erfahrungen auf diesem Gebiete gesammelt hatte, drängte sich mir die Überzeugung auf, dass das »Achromatin« des ruhenden Nucleus nicht einfach »Kernsaft«, d. h. völlig strukturlose, durch die angewendeten Reagentien erst niedergeschlagene Masse sein könne, sondern dass hier ebenfalls ein organisirtes, strangförmiges Gebilde vorliege, das nur desshalb bis jetzt mehr oder weniger übersehen wurde, weil es der Affinität zu Farbstoffen so zu sagen entbehrt. Auch dürfte, wie ich glaube, gerade die genannte Substanz stark zu Quellungen neigen, wodurch das sonst so auffallend regelmäßige Bild wesentlich getrübt wird; es ist daher — wie schon oben bemerkt — nothwendig, dass man sich zum Studium dieser Verhältnisse möglichst gut fixirte Kerne verschaffe. — Bemerkenswerth ist nun zunächst die Erscheinung, dass diese farblosen Bahnen in ihrer ganzen Längsausdehnung genau dieselbe Breite besitzen, während sich die Chromatinfäden da und dort bedeutend verdicken oder ihre Substanz sogar zu Klumpen sammeln; sodann entspricht der Knickung eines Chromatinfadens regelmäßig eine Knickung der denselben begleiten-

den achromatischen Bahn der einen oder anderen Seite (Fig. 1, 2, 8, 9 etc.). Beide Erscheinungen sind in guten Präparaten in gleichem Maße auffällig und wären wohl kaum so konstant, wenn die Räume zwischen den Chromatinelementen bloß »Kernsaft« enthalten würden. Selbst der Nucleolus zeigt immer da Einbuchtungen, wo gegenüberliegende Chromatinfäden gegen denselben vorspringen. Im Übrigen muss noch betont werden, dass die »achromatische Substanz« des ruhenden Zellkerns nicht immer gänzlich ungefärbt bleibt, sondern unter Umständen von verschiedenen Farbstoffen Spuren aufnimmt; im stark tingirten Zustand der Kerne nehmen die farblosen Bahnen (z. B. mit Boraxkarmin) eine deutlich wahrnehmbare Tönung an. — Sind die Kerne tadellos erhalten (Fig. 1, 2, 3, 4, 8, 9, 12 etc.), so scheint sogar eher die achromatische Substanz das eigenthümlich regelmäßige Bild des Nucleus zu bedingen, während das Chromatin gewissermaßen nur die dazwischen befindlichen Lücken ausfüllt.

Was aber an den Präparaten am meisten auffällt und die soeben ausgesprochene Idee von der fädigen Beschaffenheit der farblosen Zwischenräume des Kernes wesentlich stützt, ist die Beobachtung, dass sich die letzteren in Form von Strängen in das Cytoplasma fortsetzen. Ganz deutlich sieht man sie (vgl. Fig. 1, 2, 3, 4, 8 etc.) durch den völlig farblosen Hof, welcher den Kern meist umgiebt, hindurchgehen und sich außerhalb desselben verzweigen. Diese fädigen Elemente verjüngen sich merkbar gegen außen (Fig. 1, 2 etc.), entspringen also im Kern, nicht im Zellplasma und ihr Inhalt verhält sich färbenden Agentien gegenüber genau wie die farblosen Bahnen des intranucleären Achromatins, dessen Fortsetzung jene »Brücken« ja sind. Dagegen ist die sehr feine Hülle, welche den Strang einhüllt und die auf den Längsschnitten als doppelte Linie erscheint, etwas — aber auch nur schwach — färbbar; ganz besonders deutlich wird sie bei Anwendung rother Farbstoffe, während sie durch blaue schwerer sichtbar gemacht werden kann. Der centrale Strang dagegen verhält sich allen Tinktionsmitteln gegenüber gleich indifferent und wird nur bei starken Überfärbungen der Zellkerne etwas tingirt.

Nachdem konstatirt werden konnte, dass die Stränge, um die es sich hier handelt, Hüllen besitzen, wäre auch die Annahme, dass die hyaline Seele der Fäden einen flüssigen Inhalt führe, nicht mehr ohne Weiteres von der Hand zu weisen. Möglicherweise sind es Bahnen, mit deren Hilfe der Kern gewisse Stoffe in den Zellraum hinüberschafft, was die Thatsache am einfachsten erklären würde,

dass kernlose Zellstücke über kurz oder lang absterben. — Die Vermuthung, auch die intranucleären Achromatinstränge möchten eine etwas konsistentere Hülle besitzen, liegt ebenfalls sehr nahe und eignet sich eben so gut zur Erklärung der Beobachtung, dass die Dicke der farblosen Kernbahnen konstant ist, als auch dazu, begreiflich zu machen, dass die Knickung eines Chromatinelementes ein Ausweichen des begleitenden Achromatins bedingt, selbst dann, wenn der Inhalt der farblosen Stränge wirklich flüssig wäre. Es gelang mir denn auch wirklich mit Hilfe der HEIDENHAIN'schen Methode, die Stränge sammt Hülle gelegentlich intranucleär nachzuweisen, während allerdings in den meisten Fällen die letztere des sich eng anschließenden Chromatins wegen nicht nachgewiesen werden kann. Ich hoffe, bald auf diese Verhältnisse etwas näher eintreten zu können.

Die Überzeugung, dass wirklich Fäden aus dem Kerninneren austreten, kann man natürlich nur da gewinnen, wo ein derartiges Element auf sehr dünnem Schnitt direkt getroffen, d. h. längs geschnitten wird, während in zahlreichen Fällen diese Gelegenheit nicht eintritt. Man sieht dann höchstens, dass Fäden aus dem Cytoplasma durch den »Hof« hindurch dem Kerne zustreben, mit der Oberfläche desselben sogar zu verschmelzen scheinen, ohne dass man es wagen könnte, den weiteren Verlauf anzugeben (s. Fig. 2, 8, 9, 10, 11). Es wurden daher auch nur diejenigen Fälle in Betracht gezogen, wo die »Brücken« eine Strecke weit ins Kerninnere verfolgt werden konnten, also ohne Unterbruch in die farblosen Bahnen des Nucleus übergingen.

Ich könnte, gestützt auf das bis jetzt untersuchte Material, nicht behaupten, dass der Austritt solcher Fäden an bestimmte Stellen (»Pole«) des Kernes geknüpft wäre, im Gegentheil: An besonders guten Präparaten sehe ich dieselben (auf dem Flächenbild) ringsum am Kerne auftreten, wobei natürlich die einen Fäden mehr, die anderen weniger getroffen werden, so dass ihre Dicke etwas variirt. Wenn es Forscher giebt, welche behaupten, dass die Oberfläche des Kernes durchaus glatt sei, so muss ich nunmehr des Entschiedensten betonen, dass dies jedenfalls nicht immer und nicht überall der Fall ist (wobei die Kerne, welche etwa Formveränderung zeigen, gar nicht in Betracht gezogen werden); trifft der Schnitt keine »Brücken«, so ist der Kontour allerdings glatt; derselbe Kern kann aber auf einem anderen Schnitte ganz andere Verhältnisse zeigen.

Da ich mich bis jetzt in keinem einzigen Falle von der Existenz

einer Kernmembran habe überzeugen können, so müssen die Austrittsstellen der Fäden auch nicht durchaus Löchern entsprechen; diese Elemente lösen sich einfach irgendwo aus dem allgemeinen Fadenknäuel los und streben Verbindung mit dem Zellleibe an. — In mehr oder weniger großer Distanz vom Nucleus beginnen sich nun die genannten Stränge zu gabeln eventuell auch reicher zu verzweigen. Der Punkt, wo die Verzweigung beginnt, fällt immer ganz besonders auf und ich war, bevor ich die Verhältnisse genauer kannte, geneigt, dort ein Centrosom anzunehmen.

Die gemachten Beobachtungen erklären auf sehr einfache Weise die Bildung des »Hofes«, der in so vielen Fällen den Kern umgiebt, und meistens präformirt sein dürfte, d. h. nicht erst auf die Einwirkung von Reagentien zurückzuführen ist: Es ist die Zone zwischen der Kernoberfläche und denjenigen Punkten, bei denen die Verzweigung der »Brücken« beginnt.

Das relativ grobe Netzwerk, welches primär durch Verzweigung jener »achromatischen« Kernstränge entsteht, verzweigt sich weiter und die Summe aller dieser Verzweigungen bildet das im Mikroskop sichtbare Netzwerk des Cytoplasmas. Es fällt auf, dass gegen die Peripherie der Zelle die Fäden immer feiner werden und während man bei den in unmittelbarer Nähe des Kernes gelegenen Strängen die Struktur der »Brücken« (Hülle + hyaliner Inhalt) noch konstatiren kann, sind die Enden nur sehr feine Fibrillen ohne jede nachweisbare Differenzirung; der Schluss wird aber nicht gewagt erscheinen, dass ihnen dieselbe Konstitution zukomme, wie ihren etwas robustern Basalstücken.

In unmittelbarer Nähe des Kernes richten sich sämmtliche dickeren Cytoplasmafäden radiär gegen den Kern und in keinem einzigen Fall konnte ich — trotz angestrengtester Aufmerksamkeit — Bilder sehen, wie sie z. B. Flemming von der lebenden Knorpelzelle einer Salamanderlarve entwirft (O. Hertwig, Die Zelle und die Gewebe, 1893, Fig. 6), wo die Zellfäden rings um den Kern verlaufen. — Auch zum »Wabenbild« passen meine Präparate, wie man sieht, nicht; die »Brücken« erzeugen vielmehr je ein reichverästeltes Bäumchen, welche unter einander wahrscheinlich anastomosiren. — Nun glaube ich aber nicht, dass dieses Netzwerk aus gröberen (centralen) und feineren (peripheren) Fäden den gesammten strukturirten Zellinhalt ausmache; es ist vielmehr wahrscheinlich, dass sich zwischen den jetzt schon nachweisbaren Gerüstbalken feinere Scheidewände spannen, welche die Zelle in sehr viele Safträume eintheilen, ähnlich, wie

dies im größeren Maßstab etwa bei einer Lederbeere (Orange) konstatirt werden kann. Auf diese Weise dürfte man vielleicht auch am ehesten zu einem Kompromiss zwischen der Filar- und Wabentheorie gelangen.

An der Peripherie der Zelle gehen die feinsten Verästelungen aus einem netzartigen Bau allmählich in einen mehr streifenartigen über, da die letzten Fäden, welche schließlich die Intercellularbrücken bilden, mehr oder weniger parallel zu einander stehen (Fig. 1, 2 etc.). Die Intercellularbrücken sind an guten Präparaten unschwer zu sehen.

Die Stränge, welche in den verschiedenen Figuren der Taf. XXV den »Hof« durchlaufend angedeutet sind, liegen durchaus in gleicher Höhe mit dem Kern, verschwinden mit ihm und tauchen in aller Schärfe mit demselben wieder auf; sie können also unmöglich fädige Elemente repräsentiren, welche über oder unter dem Nucleus durchgehen. Sie sind ferner nicht nur in Präparaten von erwachsenen Thieren, sondern auch auf Schnitten durch Embryonen konstatirt (Fig. 3) und finden sich eben sowohl in Zellen des Mantels (Fig. 1, 2, 4, 12), wie in denjenigen der Ganglien (Fig. 5, 9*a* und 9*b*), den Elementen der Nährfächer (Fig. 10), den Muskel- und unbefruchteten Eizellen (Fig. 6, 7, 11). — Was die Zellen der Nährfächer (Fig. 10) anbetrifft, so ist es meistens sehr schwer zu sagen, ob sich die auf den Kern zulaufenden Cytoplasmafäden ins Innere desselben fortsetzen; sie verschmelzen wohl, wie es scheint, recht innig mit der Oberfläche des Kernes und diesen extranucleären Bahnen entsprechen nicht selten intranucleäre Stränge, welche die Fortsetzung der ersteren sein könnten, aber es ist — wie gesagt — meistens unmöglich, einen sicheren Zusammenhang zwischen den genannten Strukturen zu erkennen; dagegen findet man auch hier Fälle, in denen man den Austritt von fädigen Elementen aus dem Kern sicher sehen kann (Fig. 10 bei *).

Fig. 13 endlich zeigt einen Kern im ersten Stadium der Theilung. Auch hier sind die Verbindungsstränge zwischen dem Kernknäuel und dem Cytoplasma (die »Brücken«) sehr deutlich zu erkennen. Auch im Inneren glaubt man noch einzelne achromatische Fragmente entdecken zu können, was ganz besonders in Fig. 14 der Fall sein dürfte; es wird sich fragen, ob diese Strukturen nicht erhalten bleiben und zum Aufbau der achromatischen Figur bei der Karyokinese dienen.

Frauenfeld (Schweiz), Juli 1902.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXV.

Fig. 1. Zelle aus dem Mantelrand von *Cyclas cornea* L. Erwachsenes Thier. Sublimat + Boraxkarmin. 1000/1. Brücken (*br*) zwischen Kern und Cytoplasma; Intercellularsubstanz (*i.z*); Nucleolus (*nn*); Chromatin (*chr*).

Fig. 2. Wie in Fig. 1. 1000/1.

Fig. 3. Zelle aus dem Fuß eines Embryo von *Cyclas cornea* L. Sublimat + Boraxkarmin. 1000/1.

Fig. 4. Wie in Fig. 1 und 2. 1000/1.

Fig. 5. Zelle aus dem Pedalganglion von *Cyclas cornea* L. Sublimat + Boraxkarmin. 1000/1.

Fig. 6 u. 7. Zwei Zellen aus dem Schließmuskel von *Cyclas cornea* L. Sublimat + Boraxkarmin. 1000/1.

Fig. 8. Zelle aus den Kiemen von *Cyclas cornea* L. Pikrinschwefelsäure + Hämatoxylin. 1000/1.

Fig. 9*a* u. 9*b*. Zwei Zellen aus dem Pedalganglion von *Cyclas cornea* L. Nach Heidenhain präparirt. Fig. 9*a* ca. 900/1, Fig. 9*b* 1000/1.

Fig. 10. Zelle aus einem Nährfach von *Cyclas cornea* L. Sublimat + Boraxkarmin. 1000/1.

Fig. 11. Junge Eizelle von *Cyclas cornea* L. Sublimat + Hämatoxylin. 1000/1.

Fig. 12. Wie Fig. 8. 1000/1.

Fig. 13. Zelle aus den Kiemen von *Cyclas cornea* L. in Theilung. Pikrinschwefelsäure + Hämatoxylin. 1000/1.

Fig. 14. Zelle aus den Kiemen von *Cyclas cornea* L., zur Theilung sich anschickend. Nach Heidenhain präparirt. *nn*, Nucleolus. 1000/1.

In Fig. 9*b* und 14 ist das Cytoplasma nicht gezeichnet.

Über die Sperrvorrichtung an den Zehen der Vögel.

Ein Beitrag zur Mechanik des Vogelfußes und zur Kenntnis der Bindesubstanz.

Von

Josef Schaffer

in Wien.

Mit Tafel XXVI—XXVIII.

Bei der histologischen Untersuchung der knorpelartigen Gewebe in den Beugesehnen der Vögel, welche hauptsächlich durch die Mittheilungen Renaut's (9) und Ranvier's (7) bekannt geworden sind, stieß ich auf sehr interessante Einrichtungen im Beugemechanismus des Vogelfußes; da ich in den mir zugänglichen Handbüchern und Sonderabhandlungen darüber keine Angaben finden konnte, scheint es mir zweckmäßig hier darüber ausführlicher zu berichten, als dies in meinen vorläufigen Mittheilungen geschehen ist (10, 11). Es handelt sich um eine jener höchst sinnreichen und zweckmäßigen Sperrvorrichtungen, auf deren Vorkommen und Bedeutung im Thierreiche Thilo (13—15) nachdrücklich aufmerksam gemacht hat.

Bekanntlich besitzen viele Vögel an ihrem Oberschenkel eine Einrichtung, welche — nach der Ansicht vieler Autoren — dazu dient, ein festes Zugreifen der Zehen um einen Gegenstand, wie einen Baumzweig, ohne Anstrengung eines Muskels durch das bloße Gewicht des sich setzenden Vogels zu bewirken. Sie besteht darin, dass die Sehne eines die Zehen beugenden, am Becken befestigten Muskels über die Vorderfläche des Kniegelenks läuft, so dass eine Krümmung des Knies ohne Weiteres die Sehne spannen und die Beugung der Zehen bewirken muss (Bergmann und Leuckart (1). Marshall (5, p. 117) giebt eine anschauliche Abbildung dieser Einrichtung bei einem »Hocker«.

Vergleicht man die Angaben der Autoren, so findet man die Frage, um welchen Muskel es sich dabei handelt eben so wenig

übereinstimmend beantwortet, als die nach der physiologischen Bedeutung dieser Einrichtung.

Nach TIEDEMANN (16) war es zuerst BORELLI (2), welcher nachgewiesen hat, dass ein dem schlanken Schenkelmuskel des Menschen analoger Muskel von einer Hervorragung des Anfangs des Schambeins entspringt, über eine Rinne der Kniescheibe geht, nach hinten läuft und sich mit den Sehnen der Zehenbeuger verbindet. Diese Einrichtung soll nach der Meinung BORELLI's der Grund sein, dass die Vögel auf den Ästen und Zweigen, welche sie mit den Klauen umfassen, so fest stehen, dass sie in dieser Stellung selbst schlafen können, ja selbst kein Windstoß sie herab zu werfen vermag. Nach einer Bemerkung TIEDEMANN's hat VICQ-D'AZYR diese Meinung BORELLI's zu widerlegen gesucht; »allein vergebens. MONRO, MERREM und CUVIER haben ebenfalls die Meinung BORELLI's angenommen und bestätigt«.

Außer den Genannten haben eine große Anzahl anderer Autoren u. A. OWEN (6), STANNIUS (12), BERGMANN und LEUCKART (1) diese Anschauung angenommen, nur dass der Muskel, dessen Sehne über das Kniegelenk läuft und mit den Zehenbeugern in Verbindung tritt, sehr verschiedene Namen erhalten hat, betreffs welcher ich auf GADOW (3, p. 145) verweise. Dieser Autor hat aber auch die besprochene Bedeutung dieser ganzen Einrichtung in Frage gezogen. Er bezeichnet den Muskel als M. ambiens; seine Sehne bildet bei einer Anzahl von Vögeln (u. A. den Tagraubvögeln) den einen Ursprungskopf des M. flexor perforatus II oder III. »In diesem Falle beugt er die zweite oder dritte Zehe. Hierdurch wird es dem Vogel ermöglicht, seine Zehen um so fester um den als Stütze dienenden Ast zu schlingen, je mehr das Knie sich in der Beugung befindet, in anderen Worten, wenn der Vogel ‚hockt'. Dieser Nutzen kann aber nicht der einzige sein, ist vielmehr nach Prof. OWEN's Vorgang von allen folgenden Autoren mit Ausnahme SUNDEVALL's übertrieben. SUNDEVALL bemerkt ganz richtig, dass dieser Muskel nicht den Zweck hat, schlafenden Vögeln das Festhalten auf dem Zweige zu erleichtern, da er gerade bei so ausgesprochenen »Insessores« wie Coccygomorphen und Passerinen fehlt, andererseits den meisten Schwimmvögeln zukommt« (l. c. p. 147). So weit GADOW.

Eine Beugung der Zehen tritt aber auch bei den Sperlingsvögeln ein, wenn man dem todten Vogel das Knie beugt; also muss in diesem Falle die Sehne eines anderen Muskels die Rolle der Ambienssehne übernommen haben. Diese Möglichkeit ist bei den mannigfachen Zusammenhängen der Muskeln an der unteren Extre-

mität der Vögel vielleicht in verschiedener Weise gegeben. Um nur ein Beispiel anzuführen, so kann — nach GADOW (l. c., p. 156) — der M. femori-tibialis int. gelegentlich — als Überbleibsel des den Passerinen verloren gegangenen Ambiensmuskels — einen dünnen, halbsehnigen Verstärkungskopf von der Spina pubica bekommen. Einer der Theile dieses Muskels kann auch theilweise als Ursprung für den M. peroneus superficialis dienen, welcher seinerseits wieder, durch Verbindung mit der Sehne des M. flexor perforatus, zur Zehenbeugung beitragen kann (l. c., p. 181).

Wenn demnach angenommen werden muss, dass auch bei Vögeln, welchen ein M. ambiens (M. gracilis, TIEDEMANN, OWEN; M. rectus cruris, MECKEL, STANNIUS) fehlt, eine Einrichtung vorhanden ist, welche automatisch, durch Hebelwirkung eine Beugung der Zehen veranlasst, so muss andererseits wohl zugegeben werden, dass diese Einrichtung allein nicht genügt, um es dem Vogel zu ermöglichen, schlafend, stundenlang, oft nur auf einem Beine sitzend, einen Zweig mit den Zehen umklammert zu halten.

Diese Griffbewegung muss von der Gesammtheit der langen Zehenbeuger ausgeführt werden, deren Sehnenenden an den verschiedenen Phalangen inseriren. Dies sind die Mm. flexores perforati für die II.—IV. Zehe, der M. perforans et perforatus für die II. und III. Zehe, endlich der M. flexor profundus s. perforans, dessen drei Sehnen an den Endgliedern der drei Vorderzehen inseriren und der M. flexor hallucis longus, dessen Sehne bei den meisten Vögeln mit der des vorigen Muskels verbunden, gerade bei den Passerinen jedoch ganz selbständig geworden ist. Desshalb kommt dieser Vogelgruppe nach GADOW (l. c., p. 197) der höchst entwickelte Fuß zu. Ist andererseits die Umklammerung des Zweiges durch die Kontraktion dieser Muskeln erfolgt, so muss diese Griffstellung durch eine weitere Einrichtung gesichert, gleichsam gesperrt werden, damit die Muskeln wieder in ihre Ruhelage zurückkehren können.

Eine solche Einrichtung ist nun in der That vorhanden, wie ich bereits kurz mitgetheilt habe und nun näher erläutern will.

I.

Zum leichteren Verständnisse der folgenden Beschreibung verweise ich auf die Fig. 1, welche einen sagittalen Längsschnitt durch die gestreckte Außenzehe (vierte) eines Sperlings darstellt.

Die Beugesehne des M. flexor profundus (*PS*) verläuft beweglich bis an die distale Fläche der Endphalanx (*V*); diese ist gegen die

folgende Phalanx (*IV.*) um 90° dorsalwärts gedreht uud trägt eigentlich an ihrer dorsalen Fläche die Gelenkpfanne. Der Angriffspunkt der Kraft, d. h. die Sehneninsertion (Fig. 1 *I*), ist also möglichst weit vom Drehpunkt entfernt, wodurch einerseits eine große Exkursionsweite der Krallenspitze erzielt, andererseits eine beträchtliche Verschiebung der Beuge- und Strecksehnen in ihren Scheiden beim Wechsel von ventraler und dorsaler Flexion nöthig wird.

Wo die Profundussehne über die Interphalangealgelenke läuft, schleift sie auf einer Verdickung der ventralen Wand der Gelenkkapseln (Fig. 1 *S*, S^1, S^2). Dieselbe stellt am Durchschnitt ovale bis rundliche Sesamknötchen von knorpelartiger Konsistenz dar, in denen zwischen die fibrösen Bündel blasige (vesiculöse) Zellen eingelagert sind. Diese Zellen können Fetttröpfchen enthalten und grenzen sich mittels zarter acidophiler Kapseln gegen die Faserbündel ab oder sie besitzen theilweise basophile Kapseln und Höfe und können so echten Knorpelzellen ähnlich sehen. Sie füllen ihre Kapseln jedoch auch an Präparaten vollständig aus, an welchen die echten Knorpelzellen geschrumpft erscheinen.

Durch diese plantarwärts vorragenden Verdickungen an den Beugestellen wird die ohnedies schon im Bau der knöchernen Phalangen ausgesprochene Konkavität an der ventralen Fläche der Zehen-Diaphysen, welcher sich die Beugesehne sammt ihrer Scheide beim Sitzen des Vogels anschmiegen muss, noch vertieft. Es ist dies eine Einrichtung, welcher, wie noch gezeigt werden soll, eine besondere Bedeutung zukommt. Zur Befestigung der Sehne in ihrer Scheide dienen starke elastische Bänder (Fig. 1 *VE* und VE^1), welche, vom proximalen Ende der Gelenkkapsel entspringend, gegen die Basis der betreffenden Phalanx ziehen und in die dorsale Fläche der Sehne einstrahlen.

Ein ähnliches, kräftiges elastisches Band findet sich an der Streckseite aus dem Periost der vorletzten Phalanx entspringend (*DE*) und an die dorsale Fläche der Endphalange ziehend.

Dieses dorsale elastische Band scheint in erster Linie dazu bestimmt zu sein, das Krallenglied automatisch in stark dorsal-flektirter Stellung zu erhalten und die Kralle beim Schreiten oder Hüpfen auf ebenem Boden vor Abnutzung zu schützen. Beugt man z. B. die Kralle des Daumens an einem frischen Krähenfuße durch Druck mit dem Finger stark nach abwärts, so schnellt dieselbe beim Aufhören des Druckes mit Gewalt in die dorsal-flektirte Lage zurück[1]. Dieses

[1] Ähnlich schnellen die Vorderzehen beim indischen Storch in ihre natürliche Strecklage zurück, wenn die gewaltsame Beugung derselben aufhört. Hier

elastische Band spielt aber naturgemäß auch die Rolle eines Antagonisten des M. flexor profundus. Der Weg, welchen das Krallenglied beim Übergange von der äußersten Beugestellung zur äußersten Dorsalflexion zurückzulegen hat, ist durch die beschriebene und aus Fig. 1 ersichtliche große Entfernung zwischen Drehpunkt und Angriffspunkt der Kraft (bei *I*) ein sehr großer. Dem entsprechend müsste auch die Verkürzung des Streckmuskels beim Übergange aus der Beugung in die Streckung eine sehr beträchtliche und rasche zugleich sein. Dieses Erfordernis wird nun durch die automatische Wirkung des elastischen Bandes, welches bei der Beugung gedehnt wird, bei der Streckung zurückschnellt, viel besser erfüllt, als durch die Kontraktion des weit vom Angriffspunkte der Sehne entfernten Muskels.

Diese wichtige mechanische Bedeutung des elastischen Bandes kommt auch in seiner Form zum Ausdruck, welche nahezu einen Kegel mit gegen den Ansatzpunkt gewendeter Basis darstellt.

Dieses elastische Band wird, wie ich am Daumen finde, oberflächlich von der dünnen Strecksehne durchbohrt, so dass die Wirkung des Streckmuskels unabhängig von der des elastischen Bandes ist. Dieselbe scheint theilweise darin zu liegen, dass durch die Muskelkontraktion die dünne und weiche Sehne, welche bei dem raschen Übergange von der Beugung zur Dorsalflexion leicht passiv in Falten zusammengeschoben werden kann, wieder ausgeglättet wird. An den Beugesehnen finden wir zur Verhütung einer solchen, hier besonders unzweckmäßigen Zusammenschiebung andere Einrichtungen getroffen, welche im Wesentlichen auf eine Versteifung der langen, dünnen, nicht dehnungselastischen Sehnen durch knorpelartige Einlagerungen und Umbildungen hinauslaufen. Auch die Bedeutung der Sehnenverknöcherung bei den Vögeln dürfte neben der von Ranvier angenommenen Verstärkung und Versteifung des Fußes hauptsächlich in der dadurch ermöglichten leichteren Verschieblichkeit der Sehnen in ihren Scheiden liegen. Wie wir sehen werden spielen bei der Verschiebung der tiefen Beugesehnen in ihrer Scheide allerdings auch die ventralen elastischen Bänder eine Rolle. Wo sich diese letzteren an die dorsale Fläche der tiefen Beugesehnen ansetzen (Fig. 1), findet sich — manchmal knapp hinter dem Ansatze, manchmal

---

ist es jedoch ein straffer Bandapparat fibröser Natur, welcher die Zehen automatisch in der für den schreitenden Vogel günstigsten Stellung erhält. Entfernt man die Beugesehnen, so krümmen sich die Zehen sogar ziemlich stark dorsalwärts.

erst weiter proximad — wieder eine plattenartige Einlagerung von vesiculösem Stützgewebe (*VZ*[1]), welche als höchst zweckmäßig erachtet werden muss, da sie die Angriffsfläche des elastischen Bandes gleichsam vergrößert und eine Faltung der weichen, unelastischen Sehne verhindert.

Die Dehnungselasticität dieser elastischen Bänder ist eine außerordentlich große, wie man sich durch Dehnungsversuche unter der Lupe leicht überzeugen kann. Sie bestehen auch fast ausschließlich aus elastischen Fasern, zwischen denen auf lange Strecken auch Zellen fehlen können. So finde ich an den ventralen Sehnenbändern der vierten Zehe des Sperlings die Kerne alle gegen den fixen Ansatz der Sehne zusammengedrängt, so dass die proximale Partie der Bänder, welche bei der Dehnung zunächst in Betracht kommt, nahezu vollkommen kernfrei erscheint. Diese kernfreie Zone beträgt beim distalen Band 0,39 mm, beim proximalen 0,54 mm im erschlafften Zustande gemessen. Im dorsalen elastischen Bande des Daumens, dessen Insertion in entgegengesetzter Richtung liegt, findet sich distal — also wieder in jener Gegend, die bei Dehnung zunächst beansprucht wird — eine kleine kernfreie Partie. Eingehüllt werden die elastischen Bänder von einem zarten bindegewebigen Überzug, der hauptsächlich aus feinen, cirkulär verlaufenden Fibrillenbündeln besteht und der auch die Verbindung mit der Sehne herstellt; an gewöhnlichen Schnitten zeigt er einen glänzenden Oberflächensaum, der sich stark mit Delafield's Hämatoxylin färbt und am erschlafften Bande in enge krausenartige Falten gelegt erscheint.

Meine Vermuthung, dass es sich hier um einen Endothelbelag handle, wurde durch Versilberungsversuche nicht bestätigt.

Die ventralen elastischen Bänder müssen nach der geschilderten Anordnung beim Zurückziehen der Sehne, d. i. bei der Beugung gespannt werden, bei der Streckung erschlaffen.

Die kombinirte Wirkung des ventralen und des dorsalen elastischen Bandes bildet für den Fuß der meisten Vögel eine bewegungs-mechanische Einrichtung von hervorragender Bedeutung, welche mit der Präcision einer Maschine arbeitet. Trotzdem konnte ich darüber bei den Autoren keine Angaben finden. Kölliker (Gewebelehre 1. Bd. 1889, p. 119), welcher das Vorkommen elastischen Gewebes an den verschiedenen Stellen beim Vogel aufzählt, erwähnt diesen Bandapparat nicht, wohl aber ein ähnliches dorsales Band, welches die Krallen der Katze durch Dorsalflexion vor Abnutzung schützt. Ventrale elastische Bänder an den Beugesehnen der Zehen

bei gewissen Reptilien sah ich gelegentlich an Präparaten des Herrn Privatdocenten Dr. O. GROSSER, Prosektor am I. anatomischen Institut in Wien.

Eine eigenthümliche Umgestaltung hat die ventrale Fläche der Beugesehne erfahren. Am Längsschnitt hat es den Anschein, als wäre sie mit einem kubischen Epithel bedeckt (Fig. 1 *KB*). In der That handelt es sich jedoch um eine sehr merkwürdige Umwandlung der oberflächlichen Zellschichten der Sehne in einen harten, knorpelartigen Belag.

Diesen hat bereits RANVIER (7) gesehen und unter der Bezeichnung »organes céphaloïdes« beschrieben. Diese Beschreibung, welche er ohne Abbildungen gegeben hat, ist sehr kurz und ich muss gestehen, dass es mir, trotzdem ich mit der Kenntnis derselben an die Untersuchung der Sehnen gegangen bin, erst nachdem ich durch eingehende eigene Untersuchungen eine genaue Kenntnis von den Verhältnissen gewonnen hatte, zum Bewusstsein kam, dass die organes céphaloïdes nichts Anderes seien, als die in Rede stehenden knorpelartigen Belege an der plantaren Fläche der Beugesehnen.

Damit möchte ich nicht etwa die Verdienste RANVIER's um diese Entdeckung schmälern, sondern nur anschaulich machen, dass eine Beschreibung allein selten im Stande ist ganz neuartige histologische Verhältnisse, besonders wenn ihre physiologische Bedeutung noch unaufgeklärt ist, dem allgemeinen Verständnisse zugänglich zu machen.

Es ist auch auffallend, dass keiner der Forscher, die sich mit dem feineren Bau der Sehne beschäftigt haben, diesen merkwürdigen Angaben RANVIER's nachgegangen ist. Selbst RENAUT, der hervorragendste Schüler RANVIER's, hat in seiner Histologie pratique davon keine Notiz genommen, obwohl er z. B. die knorpelartigen Sesamknoten in den Beugesehnen der Vögel eingehend behandelt.

In neuester Zeit hat allerdings LOEWENTHAL (4) dieser eigenthümlichen Oberflächenschicht der Beugesehnen bei Passerinen kurz Erwähnung gethan, ohne jedoch, wie es scheint, über die Angaben RANVIER's hinausgehende Untersuchungen angestellt zu haben.

Nach dem Gesagten scheint es mir gerechtfertigt, wenn ich die erste Schilderung RANVIER's (7) im Folgenden ausführlich wiedergebe: Die organes céplaloïdes finden sich an der unteren Fläche der durchbohrenden und durchbohrten Sehnen an einer kleinen Stelle knapp hinter der Insertion dieser Sehnen an die Phalangen. Beim Finken bedecken sie eine Fläche von 3—4 mm Länge und die ganze Breite der Sehne . . . . Bringt man eine frische Sehne in einen

Tropfen stark jodirten Serums so unter das Mikroskop, dass die plantare Fläche nach oben steht, so erscheinen die organes céphaloïdes wie kleine kugelige Körper, durchscheinend, glasig, und zeigen in ihrer Mitte gewöhnlich einen einzigen Kern, der sich mit Jod gelb färbt. Diese kleinen Organe sind zunächst zerstreut oder bilden Gruppen. Gegen das distale Ende der Sehne rücken sie näher an einander und sind endlich so an einander gepresst, dass sie der Oberfläche ein zierliches und sehr charakteristisches maulbeerartiges Aussehen verleihen. Es sind nicht einfache Zellen, wie man meinen möchte. Sie bestehen aus einer homogenen, festen und widerstandsfähigen Masse, welche in der Mitte eine kleine Höhlung für den Kern trägt. Dieser scheint von einer zarten Lage körnigen Protoplasmas umschlossen und beide bilden die Zelle. Die periphere Masse des organes céphaloïdes scheint einer Kapsel zu entsprechen. Diese Kapsel besteht nicht aus Knorpelsubstanz, da sie nicht deren histochemisches Verhalten zeigt.

Ranvier hat diese Organe beim Hahn, der Haustaube und Hausente gefunden, sie dagegen beim Kibitz vergeblich gesucht. Bei den genannten Thieren haben sie nahezu die gleiche Vertheilung und Struktur. Sie werden von einer deutlichen, rundlichen oder halbkugeligen fibrösen Kapsel gebildet, von welcher manchmal flottirende Fäden abgehen und deren Inneres von Knorpelkapseln eingenommen wird. Es sind das Organe, welche eine gewisse Analogie mit den Gelenkzotten von Luschka und Henle haben. Wie diese ragen sie in eine seröse Höhle. Ihre physiologische Bedeutung ist noch sehr dunkel und ist es besser nichts zu sagen, als ihnen eine Funktion zuzuschreiben, die sie nicht besitzen. Reibung und Druck scheinen eine Rolle bei ihrer Entwicklung zu spielen.

Später hat sich Ranvier (8) nochmals eingehender mit den organes oder corps céphaloïdes beschäftigt und ist besonders durch den Vergleich ihres feineren Baues bei der Taube und beim Huhn zu der Anschauung gekommen, dass es sich um kleine, gestielte Knorpelpolypen handle, welche bei der Verknorpelung des Tendilemms durch besondere Wachsthumsenergie eine die anderen Knorpelelemente überragende Größe erreicht haben. Auf eine Reihe anderer, interessanter Angaben über das feinere histologische Verhalten dieser Gebilde werde ich im Laufe meiner Darstellung zurückkommen.

Betrachtet man nun diesen knorpelartigen Belag an sagittalen Durchschnitten (Fig. 10), so sieht man ihn aus auffallend regelmäßig angeordneten Zellen mit stark verdickten Wandungen, schärfer aus-

gedrückt aus Zellhöfen oder Zellbezirken von ziemlich gleichmäßiger Größe zusammengesetzt. Sie zeigen im Allgemeinen eine rechteckige oder kubische Durchschnittsfigur mit oberflächlicher, abgerundeter Kuppe und messen 30—36 μ in der Höhe, 20—30 μ in der Breite. Mit ihren Basen sitzen sie der Sehne nicht unmittelbar auf, sondern erscheinen mit einer dünnen Zwischenlage eines kleinzelligen knorpelähnlichen Gewebes, das oft deutlich basophile Kapseln besitzt, verschmolzen (Fig. 10 *KK*). Dieses stellt erst die Verbindung mit den typischen Sehnenbündeln her (*S*), welche sich in dieser Lage unmerklich verlieren, etwa wie die Bündel eines Perichondriums im Knorpel. Die Zellhöfe an der Oberfläche sind nur gegen ihre Basen zu seitlich mit einander verschmolzen, in ihren äußeren zwei Drittheilen durch feine Spalträume (*Sp*) getrennt und ragen an der Sehnenoberfläche halbkugelig gewölbt vor, so dass sie die Sehne etwa wie ein Pflaster aus halbkugeligen Steinen (sog. »Katzenkopfpflaster«) bedecken. In dieser Form scheint auch die Bedeutung der von vorn herein etwas schwer verständlichen Bezeichnung RANVIER's »organes céphaloïdes« gesucht werden zu müssen. Diese frei vorragenden Kuppen zeigen eine leichte Neigung oder Krümmung distalwärts. Betrachtet man eine intakte, isolirte Sehne von der plantaren Fläche, so bietet sie ein ungemein zierliches, schuppenpanzerähnliches Aussehen und zwar sind die Schuppen bilateral symmetrisch angeordnet, indem ihre Längsreihen an dem verbreiterten und abgeflachten Endtheil der Sehne von der Mittellinie leicht nach beiden Außenrändern divergiren (Fig. 2).

Diese Anordnung kann man bei richtiger Beleuchtung schon mittels einer starken Lupe wahrnehmen, wenn die Blickrichtung mit der Längsachse der Sehne zusammenfällt. Betrachtet man dagegen die Sehne nach einer Azimuthaldrehung von 90°, so treten die Reihen als parallele Querwülstchen hervor, ein Eindruck, den man auch bei der Betrachtung der Fig. 2 in der genannten Richtung erhält.

Der knorpelähnliche Belag beginnt, wie RANVIER angiebt, knapp hinter der Insertion der Sehne an die Endphalanx, an der gestreckten Hinterzehe z. B. in der Höhe des Gelenkspaltes zwischen den zwei Phalangen und erstreckt sich ununterbrochen, nicht nur die ganze Breite der Sehne einnehmend, sondern auch ihre Seitenränder bedeckend, an der Hinterzehe 5,34 mm weit proximalwärts.

Hier läuft der Knorpelbelag spitz, zungenförmig aus und gehen seine Elemente unter Vermittlung verschiedener Zwischenformen in das gewöhnliche Tendilemm der Sehne über.

Die hohen Zellen werden allmählich niedriger, schließen dichter an einander, so dass die trennenden Spalten zwischen ihnen (Fig. 12 *Sp*) verschwinden und sich ihre Oberflächen nur leicht festonartig vorwölben. Dies tritt deutlich am Längsschnitt hervor (Fig. 12); von der Fläche gesehen bietet diese Übergangszone das Aussehen eines zellreichen Knorpels (Fig. 5), in dem einzelne Zellbezirke noch durch scharfe Grenzen an ihrem distalen Umfange (*Sp*) besonders hervortreten und dessen Zellen vielfach zwei Kerne besitzen (*b*).

Unter zunehmender Abflachung rücken die Zellen, deren Protoplasmakörper an Größe zunimmt, weiter aus einander; dabei verliert sich ihre feste, knorpelartige Intercellularsubstanz und sie kommen in ein zartes, strukturloses Häutchen zu liegen, das am Durchschnitt als glänzender, mit Delafield's Hämatoxylin färbbarer Saum an der Sehnenoberfläche sichtbar ist. Dieser Saum ist auch an der Oberfläche der knorpelartigen Zellterritorien sichtbar (Fig. 10 und 12 *M*), verliert aber hier seine Färbbarkeit mit Delafield's Hämatoxylin. Wohl aber tritt diese in der Tiefe der Spalten zwischen den Höckern wieder hervor, wo die Membranen, wie man an Flachschnitten sehen kann (Fig. 15 *i*), zu einer kittsubstanzartigen Lage vereinigt sind.

Dieses Häutchen bildet weiterhin das Tendilemm und erscheinen in demselben einzelne rundliche oder ovoide Zellen mit dünner Kapsel oft weit zerstreut (Fig. 6). Darunter werden sofort die parallelen Faserbündel der Sehne mit ihren charakteristischen, gereihten Plättchen sichtbar, welche nur dort, wo sich Sesamknötchen in die Sehne eingelagert finden, eine Umwandlung in blasige, mit zarten Kapseln versehene Elemente, wie sie Ranvier und Renaut beschrieben haben, erfahren.

Eine ähnliche Übergangszone, jedoch von nur sehr kurzer Ausdehnung, findet sich zwischen dem distalen Ende des knorpelartigen Belages und der Sehneninsertion.

Verfolgt man das Oberflächenbild der Sehne an versilberten Objekten noch weiter proximad, so bleibt es auf eine große Strecke dasselbe; die abgeplattete Sehne verschmälert sich und geht in die drehrunde Form über. Eine Endothelzeichnung ist nicht nachzuweisen, nur die erwähnten verstreuten, rundlichen oder ovoiden Zellen.

Erst gegen die Vereinigung der drei Beugesehnen der Vorderzehen zur gemeinsamen Sehne, welche am Metatarsus liegt und verkalkt ist, ändert sich das Bild. Die verstreuten Zellen verlieren ihre glatten, rundlichen Umrisse und nehmen unregelmäßige Formen an (Fig. 7). Dabei werden sie immer zahlreicher und rücken dichter

an einander, bis sie sich endlich zu einer kleinzelligen Endothelzeichnung mit verhältnismäßig noch reichlicher Intercellularsubstanz schließen (Fig. 8); aus dieser geht noch weiter proximad durch Einschübe immer größerer Zellplatten und Abnahme der Intercellularsubstanz der typische großzellige Endothelbelag der Sehne hervor (Fig. 9).

Am distalen Ende der Beugesehne vertritt also der knorpelartige Belag, wie schon Ranvier (8, Bd. XV, p. 8) betont hat, offenbar das Endothel. Dies darf jedoch nicht so aufgefasst werden, als ob er sich aus dem Endothel entwickeln würde; vielmehr muss nach dem Geschilderten als unmittelbare Quelle für die Entwicklung dieses knorpelartigen Belages das Tendilemm mit seinen offenbar noch indifferenten Zellen angesehen werden.

Bevor ich auf diese Entwicklung näher eingehe, muss ich noch einige Bemerkungen über den feineren Bau und die histomechanische Bedeutung des fertigen Gewebes vorausschicken. Auffallend ist zunächst die Härte und Festigkeit des knorpelartigen Belages. Fährt man mit einem Skalpell über die plantare Fläche der isolirten Sehne, so spürt man an einer gewissen Rauhigkeit genau den Augenblick, in welchem man von der weichen Sehnenoberfläche auf den knorpelartigen Belag geräth. Auf diese Weise lässt sich das Vorhandensein und die Ausdehnung des Belages an isolirten Sehnen ohne mikroskopische Untersuchung ziemlich sicher feststellen.

Schlitzt man das Tendilemm einer Sehne von einem größeren Vogel an beiden Seiten und zieht man dasselbe mit einer Pincette gegen das distale Ende hin ab, so gelingt es bei gewissen Vögeln (Krähe) leicht auch den knorpelartigen Belag als dünne Schicht abzuziehen und unmittelbar zur mikroskopischen Beobachtung zu verwenden. Auf diese einfache Weise wurde z. B. das in Fig. 19 abgebildete Präparat gewonnen. Zerzupft man ein solches Präparat mit Nadeln, so kann man wiederum leicht vollkommen isolirte Zellterritorien (wie z. B. Fig. 18) erhalten.

Die Substanz dieser Zellterritorien zeigt bei den verschiedenen Vögeln ein verschiedenes Aussehen. Beim Sperling erscheint sie vollkommen homogen, was in Verbindung mit ihrer Festigkeit, wie Ranvier (8, Bd. XV, p. 39) bemerkt hat, den Eindruck des Chitinartigen hervorruft. Sie färbt sich mit sauren Anilinfarben (Eosin, S-Fuchsin), jedoch nicht in demselben Grade, wie die fibrilläre Masse der Sehne. Färbt man einen Längsschnitt durch die Sehne vorsichtig mit Kongoroth oder Goldorange, so sieht man, dass die fibrilläre

Masse schon deutlich gefärbt erscheint zu einer Zeit, in der die Höcker noch keine Farbe angenommen haben. Die Höcker umschließen kapselartig eine oder zwei Höhlungen (Fig. 10 *H*, Fig. 15 *T*), welche, je nachdem ihre Lage mehr oberflächlich oder eine tiefere ist, einen verschiedenen Inhalt und ein verschiedenes Aussehen zeigen. Während der Entwicklung der Höcker wird jede Höhle, wie auch die Übergangsstellen (Fig. 5 und 12) zeigen, von einem kernhaltigen Protoplasmakörper erfüllt, der oft kaum von der umgebenden, offenbar von ihm erzeugten Kapselsubstanz abzugrenzen ist. Je mehr man sich von den Übergangsstellen her den höher werdenden Höckern nähert, desto deutlicher treten an den Zellen Zeichen eines Verbrauches, einer Atrophie hervor, so dass man in den voll ausgebildeten, frei vorragenden Kuppen nur mehr stark veränderte Zellreste findet (Fig. 10). Der Kern besteht oft nur mehr aus wenigen Chromatinkörnchen und vom Zellleib ist entweder nur mehr ein kleines, geschrumpftes Klümpchen geblieben oder eine blasenartige, zarte Membran, welche der Höhlenwandung anliegt. Vielfach scheint nur mehr ein Kernrest von der dicken Kapsel umschlossen, was bereits Ranvier (8, Bd. XV, p. 230) gesehen hat. Dieser Zellschwund scheint Hand in Hand mit der Dickenzunahme der Kapselwand zu gehen. Manche Höhlen bleiben weit, andere werden zu einem schmalen, oft zackigen Spalt, in dem nur ein unansehnlicher Zellrest eingeschlossen erscheint (Fig. 10 *DZ*). An manchen Höckern scheint endlich die Zelle vollkommen in die Bildung des Territoriums aufgegangen.

Andere Verhältnisse zeigen die basalen Abschnitte der Höcker und das angrenzende, knorpelartige Übergangsgewebe (Fig. 10 und 15). Hier grenzen sich die Zellhöhlen oft durch breite und stark basophile Kapseln gegen das übrige acidophile Territorium ab (Fig. 10 *KK*, 15 *K*). Diese Kapseln zeigen auch die charakteristische metachromatische Färbung mit Safranin, Thionin und Chinoleïnblau.

Es fragt sich nun, ob man nach dem Geschilderten berechtigt ist diese eigenthümliche Gewebeformation schlechtweg als Knorpel zu bezeichnen, wie ich dies in meinen vorläufigen Mittheilungen gethan habe und wie dies Loewenthal (4) thut, oder ob es richtiger ist, nur von einem knorpelartigen Belag, knorpeligen Höckern etc. zu sprechen, wie dies bisher in dieser Schilderung geschehen ist.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die in Rede stehenden Bildungen histomechanisch und morphologisch eine vollständige Analogie mit gewissen Knorpelbildungen zeigen. In letzterer Hinsicht möchte ich besonders auf den Flachschnitt, welchen Fig. 15

darstellt, aufmerksam machen, welcher die größte Ähnlichkeit mit den Verhältnissen im harten Schädelknorpel von *Ammocoetes* bietet[1]; die Zellterritorien oder Höfe *H* werden durch eine mikrochemisch verschiedene, interterritoriale Substanz *i* verbunden und umschließen außerdem die Kapsel *K*.

Ranvier hat beim Finken keine basophilen Kapseln gesehen, vielmehr es als einen Unterschied von echter Knorpelsubstanz hervorgehoben, dass sich die Höcker mit Pikrokarmin stark färben, was jene nicht thut, während sie die für Knorpel am meisten charakteristische Metachromasie mit Chinoleïnblau nicht geben. Da Ranvier jedoch bei der Taube und beim Huhn basophile Kapseln in den organes céphaloïdes fand, kommt er zu dem Schlusse, dass die »Organe« beim Finken nach der Analogie zum Knorpelgewebe zu rechnen seien, obwohl sie nicht aus Knorpelsubstanz bestehen, da sie nicht die charakteristischen Farbenreaktionen derselben zeigen.

Nun wissen wir heute durch die Untersuchungen von mir[2] und Studnička[3], dass es zweifellose Knorpel giebt, welche eine acidophile Grundsubstanz (Kapsel- und interkapsuläre Substanz) besitzen; somit läge auch im färberischen Verhalten der knorpelartigen Höcker, selbst wenn sie keine basophilen Kapseln besäßen, kein Grund vor, ihre Knorpelnatur in Abrede zu stellen. Ich habe nachdrücklich hervorgehoben, dass die Acidophilie der Schädelknorpel bei den Cyclostomen mit einer bedeutenden Starrheit und Festigkeit dieser Knorpel zusammenfällt; mit anderen Worten, dass wir dort, wo es sich um Festigkeit und Widerstandsfähigkeit handelt, einen acidophilen harten Knorpel verwendet finden. Das Verhalten der knorpelartigen Belege an den Beugesehnen der Vogelzehen wäre ein neues Beispiel für die Abhängigkeit von Struktur und Chemismus einer Stützsubstanz von deren Funktion.

Trotz aller dieser Analogien mit echtem Knorpel zeigt das in Rede stehende Gewebe dennoch eine ganz wesentliche Verschiedenheit und zwar im Verhalten seiner Zellen. Die Zellen des typischen Hyalinknorpels sind u. a. ausgezeichnet durch ihre starke Färbbar-

[1] Über das knorpelige Skelett von *Ammocoetes branchialis* etc. Diese Zeitschr. Bd. LXI. 1896. Taf. XXVII, Fig. 10.

[2] l. c. und: Über den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes etc. Ebenda. Bd. LXX. 1901. p. 109.

[3] Über die Histologie und Histogenese des Knorpels der Cyclostomen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVIII. 1897. p. 606.

keit mit Jod und dann durch eine große Empfindlichkeit gegen verschiedene äußere Einflüsse und Reagentienwirkungen.

Während die Knorpelzelle im lebenden Zustande ihre Höhle vollkommen ausfüllt, zieht sie sich beim einfachen Absterben des Gewebes (Leichenknorpel), bei Behandlung mit starken Salzlösungen, Wasser, Chromsäure und ihren Salzen, Formalin, Kupfersulfat etc. von der Wandung zurück und bildet ein um den Kern zusammengeballtes Protoplasmaklümpchen, das oft noch mittels ausgezogener Protoplasmafäden mit der Höhlenwandung zusammenhängt. Es giebt allerdings eine Reihe von Fixirungsmitteln, welche im Stande sind, die Knorpelzellen vollkommen oder nahezu ungeschrumpft zu erhalten; aber auch die Wirkung dieser Mittel beschränkt sich stets nur auf wenige oberflächliche Zelllagen. In größerer Tiefe, d. h. in den centralen Theilen größerer (wenige Millimeter) Stücke vermögen auch sie die Ablösung von der Wandung nicht zu verhindern.

Wie nun Ranvier (7) angegeben hat, färben sich die Zellen in den knorpelartigen Höckern mit Jod nur gelb und wie ich oben geschildert habe, füllen die Zellen dort, wo sie nicht degenerirt sind, ihre Höhlungen noch an mangelhaft fixirten oder erst nach dem Absterben konservirten Objekten vollkommen aus, so dass man sie oft schwer von der Grundsubstanz abgrenzen kann.

Diese bemerkenswerthe Eigenschaft theilen diese Zellen mit den Zellen einer verbreiteten Form des Stützgewebes, welches ich als vesiculöses bezeichnet habe (2). Dasselbe findet sich in dem bekannten Sesamknoten der Achillessehne vom Frosch, in den Fingersehnen vom Frosch und Tritonen (Rollett[1]), in den sesamoiden Einlagerungen, welche sich an den Beugesehnen der Vogelzehen finden [Renaut (9), Ranvier (7)], im Zungenbeinkiel und an anderen Stellen bei Myxine (Schaffer[2]) und an vielen anderen Orten.

Betrachtet man nun jene Zwischenschicht, welcher die knorpelartigen Höcker aufsitzen und welche die Verbindung der letzteren mit dem eigentlichen Sehnengewebe herstellt, so sieht man, dass auch sie den Typus des vesiculösen Gewebes zeigt und dass die knorpelartigen Höcker nur eine weitere Differenzirung dieses Gewebes gegen das Knorpelgewebe hin darstellt; die Zellen erzeugen an Stelle dünner Kapseln mächtige Zellhöfe um sich, welche oft noch durch eine besondere Kapsel, die — und das ist ein weiterer Schritt

[1] Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. 1871. p. 80.

[2] Bemerkungen über die Histologie und Histogenese des Knorpels der Cyclostomen. Arch. mikr. Anat. Bd. L. 1897. p. 185.

zur echten Knorpelnatur — basophil sein kann, von der Zelle gesondert bleiben. Noch klarer tritt diese enge Verwandtschaft der knorpelartigen Höcker mit dem vesiculösen Gewebe bei anderen Vögeln hervor, wie noch gezeigt werden soll.

Alles dies zusammengefasst ergiebt, dass die Gewebeformation an der plantaren Oberfläche der Beugesehnen der Zehen beim Sperling ein besonderes und interessantes Verbindungsglied des vesiculösen Stützgewebes und des echten Knorpelgewebes darstellt. Diese Besonderheit des Gewebes vorausgesetzt, kann man dasselbe der Einfachheit halber immerhin als ein knorpeliges bezeichnen.

Bevor ich auf die physiologische Bedeutung dieses Knorpelüberzuges an den plantaren Flächen der Beugesehnen eingehe, sei bemerkt, dass die Sehne des Flexor profundus s. perforans dort, wo sie in die des Flexor perforans et perforatus eintritt, den knorpeligen Belag verliert und derselbe an der plantaren Fläche der letzteren auftritt. Diese Beobachtung hat bereits Ranvier gemacht.

Was nun die physiologische Bedeutung dieser Verknorpelung betrifft, so wird dieselbe erst klar, wenn man das Verhältnis der Sehnen zu ihren Scheiden im Bereiche der Zehen in Betracht zieht.

Am sagittalen Längsschnitte durch die Zehen (Fig. 1) findet man die der plantaren Fläche der Beugesehnen gegenüberliegende Wand der Sehnenscheide aus einer dünnen knorpeligen Platte gebildet (Fig. 1 *Sp*), aus welcher in verhältnismäßig weiten, aber ziemlich regelmäßigen Abständen zahnartige, proximad geneigte Vorsprünge hervorragen.

So bietet der Längsschnitt einer solchen Sehnenscheide das Bild einer Zahnstange, deren Zähne den entgegengesetzt geneigten Höckern oder halbkugeligen Vorsprüngen an der plantaren Sehnenoberfläche gegenübergestellt erscheinen.

In Wirklichkeit sind diese Zähne jedoch nur die Durchschnitte von rippenartigen Vorsprüngen, welche an der Innenfläche der Sehnenscheide in ziemlich gleichmäßigen Abständen bogenförmig verlaufen und gegen die Basen der Phalangen geneigt sind. Mit Bezug auf ihre Funktion habe ich diese eigenthümlichen Rippen als Sperrschneiden bezeichnet.

Zieht man an einer abgeschnittenen und vorsichtig von ihrer Haut befreiten Zehe die Beugesehne des Flexor profundus heraus, nachdem man ihre Insertion an der Endphalanx durchtrennt hat, so bleibt die Sehnenscheide als klaffendes Rohr stehen, dessen dorsale

Begrenzung die ventrale Fläche der knöchernen Phalanx bildet. Durchtrennt man die Sehnenscheide mittels eines feinen, scharfen Skalpells, was leichter an einem in Alkohol gehärteten Objekt gelingt, längs ihres Ansatzes an den seitlichen Rändern der knöchernen Phalanx, so kann man die Sehnenscheide als offene Halbrinne auf den Objektträger bringen. Fährt man mit einer feinen Nadelspitze über die Innenfläche derselben, so fühlt man deutlich in gleichmäßigen Zwischenräumen einen Widerstand, etwa wie wenn man mit einem Stocke längs eines Staketenzaunes hinfährt.

Bei Betrachtung einer solchen isolirten Sehnenscheide von der Innenfläche her ergiebt sich ein Bild, wie es in Fig. 3 dargestellt ist. Die rippenartig aufgesetzten Sperrschneiden (*Sp*) verlaufen in parallelen, U-förmigen Bogen, welche nicht senkrecht zur Längsachse der Phalanx stehen, sondern ein wenig distad[1] geneigt sind.

Diese eigenthümliche Beschaffenheit zeigt die Sehnenscheide nicht in derselben Ausdehnung, wie die Beugesehne ihre Verknorpelung; während letztere beim Sperling ununterbrochen auch über die Zwischengelenksgegend verläuft (Fig. 1 *PS*), zeigt die Sehnenscheide die Sperrschneiden nur entsprechend dem konkaven Abschnitt der Phalangen zwischen Capitulum und Basis derselben (Fig. 1 *Sp* und *Sp'*). Über die plantarwärts vorgewölbte Interphalangealgegend zieht die Sehnenscheide als dünnes, weiches, einfach häutiges Rohr (Fig. 1 *HS*).

An der ersten Zehe (Hinterzehe) finden sich die Sperrschneiden nur entsprechend der basalen Phalanx, an den übrigen drei Zehen — ohne Rücksicht auf die Zahl ihrer Phalangen — entsprechend den zwei vorletzten.

Die Zahl der Sperrschneiden betreffend, zähle ich an der Hinterzehe des Sperlings 50—52, den kurzen Phalangen der vierten Zehe entsprechend je 20—22. Ihre Entfernung von einander nimmt im Allgemeinen gegen das distale Ende hin ab und betrug an der Hinterzehe hier im Minimum 66 μ, am proximalen Ende im Maximum 120 μ; im Mittel aus 15 Messungen 96 μ. An der vierten Zehe schwanken die Abstände zwischen 32 und 62 μ.

Die Höhe der Sperrschneiden, d. h. ihre höchste vertikale Erhebung über die Fläche der Sehnenscheide am sagittalen Längsschnitte gemessen, ist verschieden, je nachdem man eine gestreckte oder gebeugte Zehe untersucht; dies konnte ich zuerst bei der Krähe beobachten und soll später genauer aus einander gesetzt werdeu. Aber

[1] In meiner vorläufigen Mittheilung (10) steht in Folge eines Schreibfehlers »proximalwärts«; es soll distalwärts heißen.

auch an der gestreckten Sperlingszehe richten sich die Sperrschneiden gegen das Köpfchen der Phalanx hin, wo sie näher an einander rücken, auch etwas auf, wie die dieser Gegend entnommene Fig. 11 zeigt.

Was nun den feineren Bau dieser Sperrschneiden anlangt, so ist derselbe in Zusammenhang mit dem der ganzen Sehnenscheide zu betrachten. Letztere setzt sich ziemlich scharf gegen das lockere Unterhautgewebe ab (Fig. 1 und 3) und besteht oberflächlich aus im Wesentlichen cirkulären, aber den Bogen der Sperrschneiden entgegengesetzt geneigten, sich durchflechtenden fibrösen Bündeln, welche am sagittalen Längsschnitte vorwiegend quer getroffen erscheinen (Fig. 11 *B*).

Diese Bündel verlieren sich allmählich in der tieferen, knorpelähnlichen Lage, wieder ähnlich, wie die Bündel eines Perichondrium.

Die tiefere, knorpelartige Lage der Sehnenscheide stimmt in ihrem feineren Baue vollkommen mit jener Grundplatte überein, auf welcher die knorpeligen Höcker der Sehne aufsitzen, d. h. sie besteht aus einer anscheinend homogenen, festen Grundsubstanz (Fig. 11 *K*) und in derselben ziemlich dicht gelagerten, durch dünne Kapseln abgegrenzten vesiculösen Zellen; an manchen derselben kann man wieder an Stelle der in der Regel acidophilen Kapsel eine basophile oder einen breiteren solchen Hof sehen (Fig. 11 *KK*).

Aus dieser knorpelartigen Platte erheben sich die Bogen der Sperrschneiden; in ihrer Basis finden sich noch verstreute, meist kleinere, protoplasmaarme Zellen; ihre Kuppen (Fig. 11 *Z*) jedoch sind vollkommen zellfrei und bestehen, wie Isolationspräparate und mit dem polarisirenden Mikroskope untersuchte Längsschnitte lehren, ausschließlich aus leimgebenden Fibrillen, welche durch eine Kittsubstanz zu einer festen, homogen erscheinenden Masse verbunden sind.

Verfolgt man die Sperrschneiden an Schnitten gegen ihren Ansatz an die plantaren Seitenränder der Phalangen, so tritt ihr fibröser Charakter allmählich deutlicher hervor; sie lösen sich in einzelne Bündel auf, zwischen welchen Zellen sichtbar werden (Fig. 13 *V*), die immer reichlicher werden, je mehr man sich dem Knochen nähert und endlich sieht man die aus einander weichenden Bündel nach Art Sharpey'scher Fasern in den Knochenrand einstrahlen.

Die Oberfläche der Sperrschneiden wird im axialen Theile der Sehnenscheide, d. h. dort, wo die Berührung mit der plantaren Fläche der Sehne stattfindet, von einer membranartigen zellenlosen Lage (Fig. 11 *M*) bedeckt, ähnlich wie die Oberfläche der Knorpelhöcker an der Sehne. Diese Membran tritt besonders an Schnitten, die mit Delafield's Hämatoxylin und Kongoroth doppelt gefärbt wurden,

deutlich als blauer Saum auf den roth gefärbten Kuppen der Sperrschneiden hervor.

Einen ähnlichen Grenzsaum sehe ich bei manchen Vögeln den Gelenkknorpel der Zehengelenke gegen die Gelenkhöhle zu abgrenzen.

An den beiden Schenkeln der Sperrschneiden weiter gegen deren Ansatz an den Knochen zu treten als oberflächlichste Lage eigenthümliche, stark verästelte und ganz abgeplattete Zellen auf.

Diese Zellen verdienen vom histogenetischen Standpunkte aus besondere Beachtung. Wie man an Längsschnitten durch die Seitenschenkel der Sperrschneiden sieht, bedecken die Zellen letztere nahe ihrem Ursprunge epithelartig in einfacher Lage (Fig. 13); weiter plantarwärts rücken sie immer mehr aus einander und ragen nur noch vereinzelt über die Oberfläche hervor (*Z*, *Z'*). Sie scheinen hier ganz in der Grenzmembran zu liegen, d. h. dieselbe zusammenzusetzen, wie Stellen zeigen, wo sie künstlich leicht von dem fibrösen Theil der Sperrschneide abgehoben erscheinen (Fig. 13 *M'*). Wo die Sperrschneide bereits vollkommen zellenlos geworden ist, bedecken diese Zellen noch mit weit verzweigten, plattenartigen Ausläufern die Oberfläche derselben, wie dies Fig. 14 zeigt.

Diese Zellen liegen hier der Sperrschneide an, wie die Osteoblasten einem zellenlosen Knochenbälkchen und müssen wohl mit der Bildung des fibrillären, zellenlosen Theiles der Sperrschneide in Verbindung gebracht werden.

Dort, wo noch Zellen zwischen den Fibrillenbündeln der Sperrschneiden vorkommen, findet man stets eine Anzahl dieser Zellen auf einen unbedeutenden Rest reducirt, aufgebraucht (Fig. 13 *DZ*). Ähnlich findet man unter dem zellenlosen Theile der Sperrschneiden einzelne vesiculöse Zellen gleichsam in Auflösung begriffen (Fig. 11 *DZ*). Sie haben ihre Kapsel verloren und auch ihr Zellleib erscheint wie verwaschen in der Grundsubstanz aufzugehen. Hier muss man wohl eine Umwandlung von Zellen in Grundsubstanz annehmen; diese ist in letzterem Falle wohl kaum anders zu deuten, als dass die Zelle zu einer plastischen Masse gleichsam zerfließt, aus welcher unter der orientirten, mechanischen Beanspruchung der Sperrschneiden deren quer zur Längsrichtung der Sehnen verlaufende Fibrillen entstehen.

Aus dem geschilderten Baue der Sehnenscheide lässt sich als wesentliche Eigenthümlichkeit derselben ein nicht unbeträchtlicher Grad von elastischem Widerstand gegen Kompression ableiten. Ist derselbe schon durch die knorpelartige Beschaffenheit der plantaren Röhrenwandung gegeben, so wird er bedeutend erhöht durch die

aus den plantaren Seitenrändern der knöchernen Phalanx entspringenden bogenartigen Rippen. Diese stützen und spannen den knorpelhäutigen Halbcylinder ähnlich wie Holzreifen eine Fischreuse oder das Leinendach eines Zigeunerwagens. Diese elastische Beschaffenheit der Sehnenscheide wird ohne Weiteres an sagittalen Längsschnitten durch die gestreckte Zehe dadurch ersichtlich, dass der Durchschnitt der Sehnenscheide eine Gerade bildet (Fig. 1), während sich die Sehne über dieselbe, der Konkavität der plantaren Knochenfläche entsprechend, bogenartig wölbt, so dass zwischen Sehne und Sehnenscheide ein weiter Raum frei bleibt. Die Figg. 10 und 11, welche beiläufig aus derselben Höhe genommen sind, erscheinen auf der Tafel ungefähr um die Hälfte ihrer wirklichen Entfernung im Schnitt (die 109 μ betrug) an einander gerückt [1].

Die geschilderten Bauverhältnisse der Beugesehnen und ihrer zugehörigen Sehnenscheiden an den Zehen des Sperlings sind so eigenartige, dass bei Betrachtung derselben als zusammengehöriges, thätiges Ganzes auch ihre physiologische Bedeutung, wenigstens ihrem allgemeinen Wesen nach, ohne Weiteres verständlich wird.

Lässt sich der Vogel zum Sitzen auf einen Zweig nieder, so tritt, wie Eingangs dieser Mittheilung aus einander gesetzt wurde, automatisch Plantarflexion der Zehen ein, welche durch gleichzeitiges Zurückziehen der Beugesehnen der Zehen verstärkt wird.

Bei diesem Zurückziehen hauptsächlich der Profundussehne werden sowohl die ventralen, als auch das dorsale elastische Band gespannt; die Sehnenscheide wird durch das Gewicht des Vogels gegen die überknorpelte Fläche der Beugesehne und mit letzterer an die konkave Plantarfläche der knöchernen Phalanx gedrückt, außerdem werden aber die Bogen der Sperrschneiden durch die Beugung etwas zusammengeschoben.

Beide Bewegungen müssen eine Aufrichtung der Sperrschneiden bewirken und diese steiler gestellten, aufgerichteten Schneiden werden durch das Gewicht des hockenden Vogels in die überknorpelte Fläche der Beugesehne eingedrückt, d. h. sie drängen sich zwischen die beweglichen (weil durch Spalten getrennten) Knorpelhöcker. Da diese entgegengesetzt gerichtet sind, wie die Sperrschneiden, findet eine Art von Verzahnung statt, welche durch den Zug der elastischen Bänder noch verstärkt wird; sowohl das gespannte dorsale Band zieht durch Vermittlung der Endphalanx, welche es dorsalwärts zu

[1] Durch ein Versehen wurden die Figg. 10 und 11 bei der Reproduktion getrennt und über einander gestellt. Anm. während der Tafelkorrektur.

flektiren bestrebt ist, die Profundussehne gegen die entgegenstehenden Sperrschneiden, als auch eine Komponente der Zugkraft, welche die gespannten ventralen Bänder in derselben Richtung entwickeln.

So lange also der Gegendruck des Zweiges von unten wirkt, ist ein Zurückweichen der Sehne unmöglich, d. h. die Umklammerung des Zweiges durch die Zehen ist, so lange der Vogel hockt, automatisch gesperrt.

Die Lösung der Sperre findet 1) durch die Elasticität der Sehnenscheide und 2) durch den Zug der elastischen Bänder statt.

In dem Augenblicke, in dem der Vogel auffliegt oder auch nur einen Fuß hebt, sucht sich die Sehnenscheide vermöge ihrer im Vorhergehenden geschilderten Elasticität von der Beugesehne zu entfernen, d. h. die Sperrschneiden werden aus ihren Rillen zwischen den Knorpelhöckern herausgehoben; gleichzeitig schnellen die elastischen Bänder in ihre Ruhelage zurück und müssen so ebenfalls die Sehne aus der Verzahnung herausreißen.

Dieser Mechanismus wirkt, so oft der Vogel einen Zweig umklammert, mit der Promptheit einer Maschine und ermöglicht dem Thier die Griffstellung ohne Muskelanstrengung beliebig lange.

Zieht man die verschiedenen Arten der Gesperre in Betracht, welche nach Thilo (14) technisch in Verwendung kommen, so wäre die Sperrvorrichtung am Sperlingsfuße weder ein reines Zahngesperre — da die Schneiden, zu welchen hier die Zähne verbreitert sind, nicht genau in einen gegenüberliegenden Einschnittt der Sehne passen —, noch ein reines Reibungsgesperre, sondern eine Kombination beider mit vorwiegendem Charakter des Zahngesperres. Der sperrende Theil (Sperrklinke) wären die Schneiden der Sehnenscheide, der gesperrte die Sehne. Zur Lösung der Sperre dienen im Wesentlichen elastische Kräfte.

Um die Vorgänge, welche beim Aufhocken eines Vogels an der geschilderten Sperrvorrichtung vor sich gehen und welche im Vorstehenden einfach aus dem anatomisch-histologischen Bau der Zehen abgeleitet wurden, auch im Präparat nachzuahmen, habe ich wiederholt den Fuß eines Sperlings im Hüftgelenke ausgelöst und in starker Griff-Beugestellung auf einen Hollundermark- oder Holzcylinder so festgebunden, dass der Oberschenkel an der Tibia und diese an den Lauf zu liegen kam. Um den Druck des Körpergewichtes nachzuahmen wurden die einzelnen Zehen durch Umwickelung mit Fäden auf der Rolle festgebunden. Der so vorbereitete Fuß wurde in 4%iger Alaunlösung, die 5% Salpetersäure enthielt, fixirt und entkalkt; von

einzelnen Zehen wurden dann Sagittalschnittreihen angefertigt. Diese verhältnismäßig rohe Versuchsanordnung vermag wohl kaum ein treues Bild der sich unter physiologischen Bedingungen abspielenden Verhältnisse zu geben, da ein wichtiges Moment, die Kontraktion des Flexor profundus in derselben, unberücksichtigt bleiben musste; auch sonst bietet der Versuch große technische Schwierigkeiten, besonders ist die Belastung der Zehen schwer gleichmäßig herzustellen. Bei der Anfertigung der Schnitte zeigte sich aber auch, dass die natürlichen Lageverhältnisse in Folge der Zugkräfte, welche die elastischen Bänder noch in der Entkalkungsflüssigkeit, ja selbst nach der Einbettung in Celloidin entfalten, unmöglich zu erhalten sind.

An den Schnitten durch die Hinterzehe ließ sich erkennen, dass das dorsale elastische Band, welches bei der künstlich hervorgebrachten Beugung gespannt worden war, sich in der Entkalkungsflüssigkeit noch energisch zusammengezogen hatte. Die Verzahnung von Sehne und Sperrschneiden, welche nach einem solchen Präparat in Fig. 16 dargestellt ist, war so fest, dass diese Kontraktion dieselbe nicht zu lösen vermochte; dagegen war der erweichte Knochen zwischen Ansatz und Ursprung des elastischen Bandes einfach gefaltet und so die Verkürzung des Bandes, d. h. seine Rückkehr zur Ruhelage, ermöglicht worden.

Die in Fig. 16 abgebildete Stelle, welche beiläufig der Mitte der Phalanx entspricht, zeigt aber immerhin, wie sich die aufgestellten, ja theilweise sogar leicht zurückgebogenen Sperrschneiden gegen die Knorpelhöcker der Sehne stemmen. An anderen Stellen waren sie in letztere förmlich eingegraben. Dass diese Verzahnung einem Zuge zu widerstehen vermochte, welcher den ganzen Knochencylinder einzubiegen im Stande war, darf wohl als ein Beweis dafür angesehen werden, dass die Sperrvorrichtung die ihr oben zugemuthete Rolle mechanisch zu leisten im Stande ist.

II.

Nachdem ich diese eigenthümliche Sperrvorrichtung beim Sperling genau untersucht hatte, konnte ich der Versuchung nicht widerstehen, noch eine Reihe anderer Vögel in den Kreis meiner Beobachtungen zu ziehen; dabei war ich bestrebt, Thiere von möglichst verschiedener Form und Lebensweise auszuwählen, die von vorn herein besondere Verhältnisse in der Einrichtung ihres Beugeapparates erwarten ließen.

Schon die Schilderung Ranvier's über die abweichende Gestalt

der organes céphaloïdes beim Hahn, der Taube und der Hausente, sowie seine Angabe, dass er beim Kiebitz solche Organe vollständig vermisst habe, ließen eine große Formenmannigfaltigkeit erwarten, deren Interesse für mich hauptsächlich in den zu erwartenden Abänderungen der knorpelähnlichen Gewebe lag.

Von einer solchen vergleichenden Untersuchung durfte man aber auch in biologisch-stammesgeschichtlicher Hinsicht zum mindesten nicht uninteressante Ausblicke erwarten. In der That haben auch diese ersten, wenn auch noch recht lückenhaften Beobachtungen ergeben, dass Spuren dieser Sperrvorrichtung, die ohne Kenntnis der voll ausgebildeten Einrichtung kaum als solche erkannt werden könnten, sich noch bei Vögeln finden, welche heute vorwiegend für das Bodenleben angepasst erscheinen.

Aus dieser zähen Vererbung, welche auch in der embryonalen Anlage der Einrichtung ihren Ausdruck findet, darf mit einiger Wahrscheinlichkeit geschlossen werden, dass früher auch diese Thiere vorwiegend auf Bäumen gelebt, wenigstens während des Schlafes dort ihren Schutz gesucht haben.

In der folgenden Darstellung kann ich mich bezüglich der allgemeinen Verhältnisse kürzer fassen, da dieselben beim Sperling eingehend aus einander gesetzt wurden.

Zunächst schien es von Interesse, die Sperrvorrichtung bei einem größeren Baumvogel zu untersuchen; als solchen wählte ich die Krähe.

Bei der Krähe (*Corvus corone* L.) erreicht die Ausbildung der Sperrvorrichtung einen hohen Grad von geweblicher und mechanischer Vollkommenheit; für diesen ist vor Allem das Verhalten der Hinterzehe maßgebend, deren Gegendruck für eine feste Griffstellung wesentlich ist.

Will man die plantare Fläche der Hinterzehe frei präpariren, so findet man dieselbe unter der Haut von einem gelben Fettpolster bedeckt, nach dessen Entfernung die bei Lupenbetrachtung deutlich quergebänderte Sehnenscheide zu Tage tritt. Zieht man die Sehne heraus, so bleibt die Sehnenscheide klaffend stehen, wie eine kleine Luftröhre. Unter der Lupe betrachtet bietet ihr plantarer Umfang auch morphologisch das Aussehen einer solchen, indem die Sperrschneiden als weißliche Bogen, wie Knorpelhalbringe durchschimmern. Man vergleiche zum besseren Verständnisse das entsprechende, in Fig. 26 vom Mäusebussard (*Buteo vulgaris*) abgebildete Präparat; bei der Krähe reichen jedoch die gleichmäßiger vertheilten Bogen der Sperrschneiden viel weiter distalwärts, bis nahe an das Köpfchen der

Phalanx. Wie die Knorpelhalbringe einer Trachea zeigen die Sperrschneiden bei dieser Betrachtung von der Fläche her noch manchmal, besonders gegen das distale Ende hin Vereinigungen unter sehr spitzen Winkeln, so dass Doppelstreifen entstehen. In Fig. 44*a* ist dieses Zusammenfließen der Sperrschneiden an einer Sehnenscheide von der Ente dargestellt.

Frisch unter dem Polarisationsmikroskope betrachtet, erweisen sich die Sperrschneiden stark positiv doppelbrechend, entsprechend ihrer Längsrichtung.

An der Hinterzehe eines ausgewachsenen Thieres zähle ich 78, an der frisch isolirten Sehnenscheide einer Vorderzehe 32 Sperrschneiden. Bei Betrachtung der letzteren von innen her sehe ich an einigen Stellen zwischen den Sperrschneiden zapfen- oder zottenartige Hervorwucherungen oder Anhänge (vgl. Fig. 44 von der Ente), welche blasige, knorpelzellenähnliche Gebilde enthalten.

Der knorpelige Belag an der plantaren Fläche der Beugesehnen zeigt eine ähnliche Regelmäßigkeit wie beim Sperling. Man kann denselben mit einer dünnen Lage angrenzender Sehnenfasern abziehen und so frisch untersuchen (Fig. 19). Die Zellbezirke (Fig. 20*H*) sind ziemlich stark gewölbt, glänzend, bei hoher Einstellung zellenlos und bedecken die Sehnenoberfläche zusammenhängend in großer Ausdehnung. An einer Vorderzehe maß die überknorpelte Fläche 15 mm; bei der Hinterzehe 17 mm in der Länge. Die Verknorpelung greift auch über die Seitenränder bis auf die dorsale Fläche der Sehne über; dies ist besonders vom Ansatz der elastischen Bänder proximalwärts der Fall, so dass hier die beim Sperling geschilderte Einlagerung von vesiculösen Zellen (Fig. 1 *VZ'*), an den Rändern der Sehne wenigstens durch hohe Knorpelhöcker ersetzt erscheint, was dem starken Zuge des mächtigen elastischen Bandes entsprechen dürfte. Weiter gegen die Fußwurzel tritt auch bei der Krähe ein vesiculöses Gewebe auf, dessen Zellen regelmäßig Fetttröpfchen enthalten. Dieser Übergang der Knorpelhöcker in die vesiculösen Zellen ist nicht nur ein räumlicher, sondern auch ein genetischer, wie das Verhalten an der plantaren Sehnenoberfläche lehrt. Hier sitzen, wie beim Sperling, die Knorpelhöcker ebenfalls einer die Verbindung mit dem typischen Sehnengewebe vermittelnden Schicht von vesiculösen Zellen mit deutlicher Kapsel auf, zwischen welche die Sehnenfibrillen einstrahlen (Fig. 20*K*).

Die Dicke dieser Lage sammt den Knorpelhöckern beträgt an Stellen stärkster Entwicklung (Mitte der Hinterzehe) bis zu 150 μ.

Sie grenzt sich stellenweise ziemlich scharf gegen die Sehnenbündel ab, wiewohl die Sehnenzellen zwischen den ventralsten Bündeln noch das vesiculöse Aussehen zeigen und erst allmählich den typischen Plättchen Platz machen.

Die Knorpelhöcker selbst messen bis zu 100 μ in der Höhe und 39—70 μ, im Mittel aus 15 Messungen 50 μ in der Breite, besitzen also prismatische Gestalt. Ihre oberflächlichen Kuppen sind wieder deutlich distad geneigt.

Färbt man einen frisch abgezogenen Belag mit DELAFIELD's Hämatoxylin, so treten die Grenzen der Zellbezirke oder Höcker tiefblau gefärbt hervor (Fig. 19 *S*) und kann man an manchen Stellen ziemlich häufig zwischen den halbkugelig vorgewölbten Höckern eigenthümliche faden- und wurstförmige, selbst farrenblattähnlich gefiederte, zellenlose Anhänge sehen (Fig. 19 *An*), welche in die Höhlung der Sehnenscheide ragen. Solche flottirende Fäden, deren Inneres, ähnlich wie ich dies an der Sehnenscheide beschrieben habe, von einer Knorpelkapsel eingenommen wurde, hat RANVIER (7, 8) bereits bei anderen Vögeln (Huhn, Ente, Taube) gesehen und beschrieben.

Was nun den feineren Bau der Knorpelhöcker und Sperrschneiden anlangt, so zeigen erstere eine noch viel ausgesprochenere Annäherung an echtes Knorpelgewebe, als beim Sperling.

Jeder Höcker enthält eine größere Anzahl von Zellen, welche je nach ihrer Lage, d. h. ihrer Entfernung von der freien Oberfläche des Höckers, ein verschiedenes Aussehen zeigen.

In der Tiefe der Höcker, wo diese verschmelzen (Fig. 20 *K*), findet man schöne vesiculöse Zellen mit deutlichem, rundlichem Kern, einem Protoplasmakörper, der meist ein größeres oder mehrere kleinere Fetttröpfchen einschließt und einer zarten, acidophilen Kapsel, die den Zellkörper dicht umschließt.

Manche dieser Zellen besitzen aber deutlich basophile, dann meist etwas breitere Kapseln (Fig. 22 *K*). Dies ist vorwiegend der Fall im Höcker selbst, nur zeigen hier die Zellen schon Rückbildungs- oder vielmehr Umwandlungserscheinungen und um die basophile Kapsel wird ein schmaler oder breiterer acidophiler Hof sichtbar (Fig. 21, 23 *H*).

Benachbarte Zellhöfe grenzen sich oft scharf durch basophile Scheidewände ab, die nicht selten körnig erscheinen können (Fig. 22 *DZ'*). So kann der Durchschnitt eines solchen Höckers eine territoriale Gliederung zeigen, wie ein echter Hyalinknorpel.

Ein eigenthümliches Verhalten zeigen die Zellen, welche am oberflächlichsten in der Kuppe der Höcker liegen; sie verlieren ihre Kapsel und wandeln sich, Kern und Plasmakörper, in eine körnige, stark basophile Masse um, welche zunächst noch die Form der einstigen Zelle bewahrt.

Solche kapsellose, körnige Zellderivate kann man oft in einer ganzen Reihe auf einander folgender Höcker die Kuppen derselben einnehmen sehen (Fig. 20 *DZ*).

Die weiteren Schicksale dieser degenerirten Zellen lassen sich aus den zahlreichen Zwischenstufen, welche in den verschiedenen Höckern thatsächlich beobachtet werden können, mit jener Wahrscheinlichkeit erschließen, welche bei der Zusammenstellung verschiedener Zustände eines histologischen Elementes zu genetischen Reihen überhaupt möglich ist.

In diesem Falle kamen mir bei der Deutung der einzelnen Bilder meine Erfahrungen über die Um- oder Rückbildungserscheinungen im typischen Knorpelgewebe zu Gute und muss ich besonders hervorheben, dass diese in den Knorpelhöckern der Beugesehnen bei der Krähe zu beobachtenden Bilder geradezu auffallende Übereinstimmung mit solchen im harten Knorpelgewebe von Myxine sowie mit den von SOLGER[1] im echten Hyalinknorpel beschriebenen zeigen. Da ich auf letztere an anderer Stelle eingehend zu sprechen komme, begnüge ich mich hier an der Hand einiger Abbildungen die wesentlichen Umbildungen der Zellen in den Knorpelhöckern darzulegen.

In den basalen Abschnitten der Knorpelhöcker sieht man die hier emporgerückten vesiculösen Zellen häufig in der Weise verändert, dass sie an Größe zunehmen, zwei oder auch mehr Kerne und ein leicht basophiles, dichtes Protoplasma zeigen, dabei ihre Kapsel noch vollkommen ausfüllen. Der oder die Kerne verlieren dann ihre Struktur und ballen sich, manchmal mit dem Plasma zusammenfließend, zu einer homogenen, stark basophilen, kugeligen Masse (Fig. 23 *KR*), die meist an die Wand gedrückt wird, während sich das Protoplasma verflüssigt und auf einen dünnen Wandbelag reducirt wird oder als körnige Niederschlagsmasse die Zellhöhle erfüllt.

Im ersten Falle hat es oft den Anschein, als ob die Zellhöhle von einem blasigen Kern mit großem, stark basophilen Kernkörperchen erfüllt würde.

Um die Höhle ist zu dieser Zeit meist eine breitere basophile

[1] Über Rückbildungserscheinungen im Gewebe des Hyalinknorpels. Arch. mikr. Anat. Bd. XLII. 1894.

Zone (Kapsel; Fig. 21, 23*K*) sichtbar, an welche sich oft ein scharf begrenzter acidophiler Hof (*H*) anschließt.

Die Höhle verengt sich koncentrisch, was schon Ranvier (8, T. XV, p. 230) angegeben hat, unter Verbrauch des basophilen Inhaltskörpers, der oft in kleine Stücke zertheilt wird, so dass man zuletzt nur eine winzige Höhle von koncentrisch geschichteter Substanz schalenartig umgeben sieht (Fig. 22*H*), während ihren Inhalt ein oder zwei färbbare Körnchen als letzten Rest der Zelle bilden (*KR*).

In den oberflächlichen Kuppen erleiden die Zellen fast ausnahmslos die oben geschilderte Umwandlung in grobkörnige, stark basophile Massen, in denen ein Kern nicht mehr nachweisbar ist (Figg. 21 bis 23*DZ*).

Ein Theil derselben verändert sich in der Weise, dass die Körner zerfließen und eine homogene Masse von der Form der einstigen Zelle bilden. Diese kapsellose Masse verliert allmählich ihre Basophilie, wird blässer und blässer, verdämmert gleichsam in der acidophilen Grundsubstanz; endlich verwischen sich ihre Grenzen ganz und färbt sich die Stelle eben so mit Eosin, Kongoroth etc., wie die übrige Grundsubstanz. Die Zelle ist sammt Kern und Kapsel zur Bildung von Grundsubstanz aufgebraucht worden.

In einer Reihe von anderen Fällen schließen sich die Veränderungen der körnigen Zellderivate mehr jenen der tiefer gelegenen Zellen an; die basophilen Körner fließen zu größeren Klumpen zusammen (Fig. 23*DZ*), welche dann allmählich ebenfalls zur Bildung acidophiler Substanz um die Masse herum verbraucht werden. Dabei kann die ursprüngliche Zellgrenze längere Zeit erhalten bleiben, wohl auch durch eine Spaltbildung deutlicher hervortreten.

Dass die Umwandlung der Zellen in einen Haufen basophiler Körner einer Art Verflüssigung gleichkommt, geht auch daraus hervor, dass oft anscheinend leere Höhlen vorkommen, welche durch den Wachsthumsdruck verschiedene Formen angenommen haben.

Unter diesem Wachsthumsdruck können aber auch die basophilen Körnermassen zu schalenartigen, im Durchschnitt halbmond- oder sichelförmigen Bildungen (Fig. 22*DZ'*) verdrückt werden, welche dann während ihrer weiteren Umwandlung in homogene Grundsubstanz die deutlich hervortretenden, basophilen Scheidewände zwischen benachbarten Zellhöfen oder -bezirken darstellen (Fig. 23*BG*).

Dieser modellirende Wachsthumsdruck wird hauptsächlich von den tiefer gelegenen Zellen hervorgebracht, welche die breiten Höfe

um sich erzeugen. Daher ist auch eine ganz bestimmte, häufig in den Kuppen der Höcker wiederkehrende Form von leeren oder mit Zellderivat gefüllten Höhlen leicht erklärlich. Es sind dies fast rechtwinklig geknickte, mit ihrer Oberfläche dem distad geneigten Rand der Höcker parallel gerichtete, von unten her eingestülpte Zellhöhlen, wie eine in Fig. 21 *C* dargestellt ist. Dass in den oberflächlichen Partien der Höcker ausschließlich eine Umwandlung in acidophile Grundsubstanz stattfindet, dürfte unschwer seine Erklärung in den mechanischen Verhältnissen finden; hier machen sich Druck und Reibung am meisten geltend und desshalb sehen wir ein acidophiles, hartes Gewebe entstehen, ähnlich wie dies z. B. bei den starren Schädelknorpeln der Cyclostomen der Fall ist.

Aber auch bei der Histogenese der zellenlosen Sperrschneiden, welche ich beim Sperling bereits kurz berührt habe, scheinen bei der Krähe noch deutlicher Umwandlungsvorgänge, die schließlich zum gänzlichen Untergange der Zellen führen, eine große Rolle zu spielen.

Untersucht man an sagittalen Längsschnitten die Grenze zwischen zelliger und zellenloser Sperrschneide bei starker Vergrößerung, so sieht man (Fig. 24) gegen die zellenlose, fibrilläre Masse (*Z*) zu die basophilen Kapseln der vesiculösen Zellen ein verwaschenes Aussehen annehmen. Das Protoplasma der Zelle wandelt sich auch in eine solche homogene, basophile Masse um und es entsteht ein unregelmäßiger, oft schweifartiger Hof um den Kern (*DZ*). Liegen mehrere Zellen beisammen, so fließen die aus der Umwandlung von Kapseln und Plasmakörper entstehenden Höfe zu einer Art syncytialer, basophiler Masse zusammen, in welcher die zunächst noch wohl erhaltenen, später ebenfalls der Umwandlung unterliegenden Kerne (*KR*) liegen.

Die Ränder dieser Höfe sind wie ausgefranst und setzen sich in Form dünner, plattenförmiger, verzweigter Fortsätze zwischen die fibrilläre Masse hinein fort (Fig. 24 *ZF*), zu deren Bildung sie offenbar Material liefern. Der Druck, welcher bei der Bildung der Fibrillen hier eine große Rolle zu spielen scheint, ist senkrecht auf die Längsrichtung der Sperrschneiden gerichtet; in letzterer verlaufen auch wieder die Fibrillen, wie das histologische Bild und die Untersuchung im polarisirten Lichte lehren.

Hier kann man nicht von einer Beziehung der Fibrillen zu Zellausläufern sprechen; aber auch die zu den Fortsätzen des basophilen Syncytiums ist nicht derart, dass sie für die bekannte Ansicht

Flemming's[1] über die Genese der Bindegewebsfibrille sprechen würde. Vielmehr scheinen mir die Vorgänge bei der Bildung aller massigeren Grundsubstanzen, wie sie im Knorpel, Knochen, Zahnbein und nun auch in den Sperrschneiden zu beobachten sind, eine Stütze für die von v. Ebner[2] bei der Entstehung und dem Wachsthum der Chordascheiden dargelegte Anschauung zu bilden.

Wenn ich in der Darstellung des feineren Baues und der Genese der Knorpelhöcker und Sperrschneiden bei der Krähe allzusehr ins Einzelne gegangen bin, so möge dies mit dem Interesse entschuldigt werden, welches die Thatsache beansprucht, dass eine dem Knorpelgewebe allerdings nahestehende, aber für gewöhnlich von demselben wohl unterschiedene Gewebeformation unter gewissen funktionell-mechanischen Einflüssen Formen zeigen kann, welche auch der Geübte von echtem Knorpelgewebe kaum zu unterscheiden vermag.

Auch bei der Krähe habe ich den Versuch gemacht, durch Fixirung des Fußes in künstlicher Griffbeugestellung ein histologisches Bild der Verzahnung zu erhalten. Der im Unterschenkel-Laufgelenk abgetrennte Fuß wurde auf eine kleine Holzrolle aufgesetzt und nun die Beugesehnen einzeln zurückgezogen und in dieser Stellung durch Festbinden an den Lauf fixirt. Die Zehen selbst wurden durch dichte Umschlingung mit Bindfaden auf der Rolle aufgedrückt. Der so vorbereitete Fuß wurde als Ganzes in die Fixirungsflüssigkeit (Müller's Flüssigkeit — Formol nach Orth) gebracht, eben so in 5 %iger Salpetersäure entkalkt, 24 Stunden in 4 %iger Kali-Alaunlösung nachbehandelt, ausgewaschen und in steigendem Alkohol nachgehärtet.

An den Celloidinschnitten, welche in sagittaler Richtung durch die ganze Hinterzehe gelegt wurden, zeigte sich nun, dass, offenbar beim Abtrennen der Hinterzehe vor der Einbettung sich die Beugesehne aus der stattgehabten Verzahnung losgerissen hatte und zwar durch den antagonistischen Zug der elastischen Bänder. Diese hatten ihre Elasticität trotz aller vorangegangenen Behandlung noch im Celloidinschnitt bewahrt; durch die Verkürzung im Schnitt erzeugten sie eine Faltung, welche ich unter der Präparirlupe durch Nadelzug an dem dorsalen elastischen Bande ausgleichen konnte. Sobald dieser jedoch nachließ verkürzte sich das Band wieder.

Dies ist gewiss eine bemerkenswerthe Eigenschaft des elastischen Gewebes.

[1] Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abth. 1897. p. 171.

[2] Diese Zeitschr. Bd. LXII. 1896. p. 469.

Die Sperrschneiden waren jedoch, wenigstens an vielen Stellen aufgestellt und ragten als scharfe Zähne über die Oberfläche hervor (Fig. 25 *Z*). Eben so waren die Eindrücke, welche sie im Knorpelüberzug der Sehne hervorgerufen hatten, als zahnlückenähnliche Gruben erhalten geblieben (Fig. 25 *L*). In dieser Figur wurden eine Reihe von Sperrschneidendurchschnitten genau mit der Camera gezeichnet; eben so eine Reihe entsprechender Lücken an der plantaren Oberfläche der weit dislocirten Sehnen. Die Ausschnitte beider Kontourzeichnungen passten nahezu vollkommen in einander. Es ist also kein Zweifel, dass während der Verzahnung die aufgerichteten Sperrschneiden sich tief in den Knorpelüberzug eingedrückt hatten.

Nach diesen Erfahrungen schien es von besonderem Interesse, den Fuß eines größeren Raubvogels zu untersuchen. Als solcher stand mir der Mäusebussard (*Buteo vulgaris*) zur Verfügung.

Dieser zeigt einen vom bisherigen ganz abweichenden und besonderen Typus der Sperrvorrichtung an den Fängen. Was bei der Präparation zunächst auffällt, ist der Mangel an elastischen Bändern. Sowohl an den kurzen, breiten und dicken Beugesehnen der ersten und zweiten, als auch bei den dünneren der dritten und vierten Zehe findet man an Stelle des ventralen, elastischen Bandes von einer wohl ausgebildeten dorsalen Raphe der Sehne nur ein dünnes bindegewebiges Häutchen gegen die Gelenkkapsel ziehen. Dasselbe ist mechanisch offenbar funktionslos geworden und enthält nur einige Gefäße.

Dieser Befund scheint mir für die im ersten Theile ausgesprochene Ansicht zu sprechen, dass eine Aufgabe der ventralen, elastischen Bänder darin besteht, bei der Verschiebung der langen und dünnen Beugesehnen in ihren Scheiden eine Stauchung derselben hintan zu halten. Bei den verhältnismäßig kurzen Beugesehnen des Raubvogelfußes ist durch die beträchtliche Dicke und besondere, weiter unten zu besprechende Festigkeit der Sehnen, sowie durch glatte, theilweise ebenfalls steife Sehnenscheiden eine Stauchung bei der Hin- und Herbewegung ausgeschlossen und sind daher die elastischen Bänder verschwunden.

Aber auch die dorsalen, elastischen Bänder fehlen, was man schon daran erkennen kann, dass die Kralle von Haus aus stark ventral gebeugt erscheint. Drückt man sie mit dem Finger noch stärker nach abwärts, so schnellt sie beim Nachlassen des Druckes nicht so in die Höhe, wie bei der Krähe.

Diese Eigenthümlichkeiten stehen sicher mit der besonderen

Funktion des Raubvogelfußes in Zusammenhang. Diese besteht hauptsächlich im festen Zugreifen nach der Beute — der »Ständer« wird zum »Fang« —, welche im geschlossenen Griffe auch durch die Lüfte getragen werden muss. Dabei kommt ein starker Zug auf die in gebeugter Griffstellung befindlichen Zehen zu Stande, wesshalb der auf eine Öffnung des Griffes hinwirkende Zug elastischer Bänder sehr unzweckmäßig wäre. Mit anderen Worten, beim Raubvogelfuß muss ein fester Schluss der Zehen auch während des Fluges ermöglicht sein, wobei das beim sitzenden Baumvogel in erster Linie in Betracht kommende Körpergewicht, welches durch seinen Druck die Sperrvorrichtung schließt, nicht zur Wirkung kommen kann.

Auf die Frage, ob die hochentwickelte Sperrvorrichtung am Raubvogelfuß, welche im Folgenden geschildert werden soll, mechanisch dazu beiträgt die Öffnung des Griffes zu verhindern, so lange die Fänge Beute tragen, kann ich erst später eingehen.

Was bei der Untersuchung der Sperrvorrichtung in der bisherigen Weise zunächst auffällt, ist der Umstand, dass sich Sperrschneiden nur unter den vorletzten Phalangen finden, hier aber möglichst weit der Fußwurzel genähert erscheinen. So erscheint die distale Hälfte der Sehnenscheide (Fig. 26 *V*) dünn und weichhäutig und erst die proximale besitzt eine dicke Wandung von knorpelartiger Konsistenz und trägt die eigenthümlich gebauten Sperrschneiden. Entfernt man die Sehne aus der Scheide, so sinkt letztere in ihrem distalen Theile ein, während sie im proximalen (Fig. 26 *H*) ihre starke, pralle Wölbung beibehält. An einem solchen Präparat kann man bereits mit freiem Auge die weißlichen Bogen der Sperrschneiden erkennen. Die Innenansicht einer solchen Sehnenscheide bietet je nach der Art der Präparation ein verschiedenes Ansehen.

Präparirt man die Sehnenscheide an einer frischen oder in schwachen Alkohol gelegenen Zehe, an welcher die Sehne noch in ihrer Lage ist, so ab, dass man sie an ihren Seitenrändern, dann vorn und hinten durchschneidet und ohne wesentlichen Zug mit der Innenfläche nach oben auf den Objektträger bringt, so erscheint diese Innenfläche nahezu glatt, aber deutlich quer gebändert. Die Bänder lassen einen dunklen und scharf kontourirten Saum erkennen, welcher in distad konvexem Bogen über die Scheide zieht; diesem schließt sich distalwärts ein breites, helles, homogenes Band an und dieses geht in eine noch breitere, durch reichliche eingelagerte Zellen wie körnig aussehende Zone über, die wieder an den nächsten dunklen Saum stößt. Das Bild ähnelt im Allgemeinen dem in Fig. 3 vom

Sperling dargestellten, nur erheben sich die Ränder der Schneiden nicht so plastisch, sondern die ganze Innenfläche erscheint mehr glatt. Am sagittalen Längsschnitt durch eine solche Scheide (Fig. 27 *V*) entspräche der dunkle Saum der Stelle, zu welcher der Verweisstrich *M* geht, das helle Band *Z* und das körnige $Ha + L$.

Ein wesentlich anderes Bild erhält man, wenn man zuerst die Sehne durch einen Schlitz am distalen Ende (Fig. 26 *O*) herauszieht, die Sehnenscheide nun abträgt, härtet und dann von innen her betrachtet. In Fig. 17 ist eine solche in 1⁰/₀iger Osmiumsäure fixirte Scheide bei Lupenvergrößerung dargestellt. Die Sperrschneiden erheben sich als scharfe Grate oder wie die Blätter eines Blättermagens. Offenbar sind sie durch den distalwärts gerichteten Zug beim Herausziehen der Sehne, deren Oberfläche der Sehnenscheide dicht anliegt, gewaltsam aufgerichtet worden. Denselben Vorgang kann man sich physiologisch Platz greifen denken, wenn der Vogel sich mit den durch die Beute belasteten Fängen erhebt. Durch den Zug an den Krallengliedern, beziehungsweise der an denselben inserirenden Beugesehne entfalten sich die Sperrschneiden und haken sich zwischen die Höcker der Sehne ein, wodurch sie dann in der That im Stande wären eine weitere Lösung des Griffes mechanisch zu verhindern.

Die Entfernung der dunklen Ränder an der isolirten Scheide gemessen, d. h. die Breite der liegenden Sperrschneiden ergab an der dritten Zehe im Mittel aus 13 Messungen 110 μ in den mittleren Partien; in den proximalen und distalen, wo sie enger an einander rücken, kann sie auf 57 μ sinken.

Die Zahl der Sperrschneiden betrug an der vierten Zehe 31, an der dritten 40, an der zweiten 39 (Zählung am isolirten Flächenpräparat); an sagittalen Längsschnitten durch die Hinterzehe zähle ich 42 Sperrschneiden auf eine Länge von 7,58 mm.

Dieser Länge entspricht an der plantaren Fläche der Beugesehne eine Überknorpelung von 14,5 mm Länge. Diese ist schon bei oberflächlicher Untersuchung deutlich zu erkennen. Besonders gegen das distale Ende zu ist ein Feld von längsovaler Form, welches schon mit freiem Auge durch seine gelbliche Färbung auffällt, sich bei Behandlung mit 1⁰/₀iger Osmiumsäure dunkler färbt und bei Betrachtung mit der Lupe ein Aussehen wie Chagrinleder zeigt.

Trägt man eine solche Stelle durch einen Flachschnitt ab und bringt man dieselbe mit der Oberfläche nach oben unter das Mikroskop, so findet man nicht die regelmäßig angeordneten, stark ge-

wölbten Höcker, wie bei Krähe und Sperling, sondern eine flache, endothelartige Zeichnung, die aus unregelmäßig-vielseitigen großen und kleinen Feldern zusammengesetzt erscheint (Fig. 29). Somit wäre für diesen Sehnenbelag die Bezeichnung RANVIER's, organes céphaloïdes auch rein morphologisch nicht zutreffend.

Dieser Knorpelüberzug ist ungemein fest und derb, so dass sich selbst nach tagelanger Maceration in Wasser die Zellterritorien mit Nadeln kaum isoliren lassen. Dies wird ohne Weiteres verständlich, wenn man die Sehnenoberfläche am sagittalen Längsschnitt betrachtet (Fig. 27 *T*).

Im Gegensatz zu den bisher besprochenen Sehnen sitzen hier die Zellterritorien nicht durch Vermittlung spärlicher oder reichlicher entwickelter vesiculöser oder knorpelähnlicher Zellen dem eigentlichen Sehnengewebe auf, sondern die Sehnenoberfläche wird von einer ungemein derben und festen Bindegewebsformation gebildet, welche aus dicken, wohl abgegrenzten, theils rein cirkulären, theils nach allen Richtungen sich durchflechtenden Bindegewebsbündeln (*CB*) und dazwischen eingelagerten vesiculösen Zellen (*VZ*) besteht. Diese Zone verleiht der Sehne eine bedeutende Starrheit und macht den erwähnten Mangel an elastischen Bändern begreiflich.

Am senkrechten Durchschnitt zerfällt diese plantare Sehnenpartie, welche eine Dicke von 336 μ erreichen kann, in drei unscharf von einander getrennte Lagen: eine dem parallelfaserigen Sehnengewebe zunächst gelegene Schicht vom Typus des Coriums mit vorwiegend cirkulären Bündeln (Fig. 27 *CB*), eine mittlere, welche hauptsächlich die vesiculösen Zellen enthält (*VZ*) und welcher die dritte und oberflächlichste, die frei vorragenden Zellterritorien entspringen, in welche die aufgefaserten Fibrillenbündel auch unmittelbar einstrahlen. Dadurch erhalten die Territorien eine deutlich faserige, rein kollagene Grundmasse, welche gegen die freie Oberfläche zu fast zellenlos erscheint, oder nur ganz kleine Spalträume mit Zellresten, in den tieferen Lagen zahlreiche, schöne vesiculöse Zellen, welche ihre zarten Kapseln vollkommen ausfüllen, umschließt.

Diese oberflächlichen, zellfreien oder -armen Lagen ragen nicht kuppenartig vor, sondern erscheinen abgeflacht und treten bei Färbung mit S-Fuchsin oder Kongoroth als rein acidophil besonders deutlich hervor.

Die Gestalt der Höcker ist am Durchschnitt entweder prismatisch oder verkehrt kegelförmig mit zur Oberfläche gerichteter Basis (Fig. 30 *B*). Zwischen solche Höcker erscheint dann von Stelle zu

Stelle ein aufrecht kegelförmiger eingeschaltet (Fig. 30*A*), welchem im Oberflächenbilde ein kleines Feld entspricht (Fig. 29*t*).

Der Durchmesser der großen Felder beträgt im Durchschnitt 0,6 μ, die Tiefe der trennenden Spalten beiläufig eben so viel.

Die Oberfläche jedes einzelnen Höckers wird wieder von einem Grenzhäutchen bedeckt (Fig. 30*M*), unter welchem die fibröse, fast zelllose Kuppe liegt. In derselben werden wieder Zellen in verschiedenen Stufen der Umwandlung getroffen, welche oft durch stark färbbare, homogene, mannigfach verdrückte Kerne (Fig. 30*DZ*) ausgezeichnet sind oder nur mehr ganz schattenhaft erscheinen (*KR*). Daneben kommen vereinzelte oder gruppirte, wohl erhaltene vesiculöse Zellen mit zarten acidophilen Kapseln vor, welche mitotischer Theilung fähig sind, wie der Befund in Fig. 30*T* zeigt. In der tieferen Zone schließen sich die vesiculösen Zellen oft unter gänzlicher Verdrängung der fibrillären Substanz so eng zusammen, dass ihre Kapseln zu einem zelltrennenden Wabenwerk verschmelzen (Fig. 30 *VZG*).

Dies ist ein Verhalten, welches im typischen vesiculösen Stützgewebe bei anderen Thieren, wie z. B. beim Frosch im Sesamknoten der Achillessehne, bei *Myxine* im Zungenbeinkiel vollkommene Analogie findet.

Demnach sind die Höcker hier im Gegensatz zur Krähe und Sperling mit Ausnahme ihrer Konsistenz knorpelähnlicher Eigenschaften bar und müssen dem reinen vesiculösen Stützgewebe zugerechnet werden.

Die innige Verwandtschaft dieses Gewebes mit dem Knorpelgewebe findet aber wieder darin ihren Ausdruck, dass sich in zahlreichen Höckern einzelne Zellen oder Zellgruppen finden, welche dicke, homogene und basophile Kapseln besitzen (Fig. 30*K*) und so echten Knorpelzellen wieder ähnlich erscheinen. Die Sperrschneiden entbehren, wie schon aus dem Vorigen erhellt, des starren Charakters, den sie beim Sperling und der Krähe zeigen; sie gleichen eher aus Lamellen aufgebauten Blättern, die in einen sehnigen Randfaden übergehen.

Die Lamellen dieser Blätter entspringen aus der dicken, fibrösen Wand der Sehnenscheide (Fig. 27 und 28*B*) und sind durch eine große Anzahl platter oder spindelförmiger, kapselloser Zellen, welche sich bei Osmirung stark schwärzen, ausgezeichnet.

Am Randfaden setzt sich diese zellige Lage scharf ab und dieser selbst bietet am Querschnitte genau das Bild eines Sehnenbündels. Er besteht aus feinsten, längs verlaufenden kollagenen Fibrillen mit

dazwischen eingestreuten fast eben so feinen elastischen Fäserchen. Solche habe ich bisher in den Sperrschneiden vermisst.

Diese fibrilläre Masse wird durch einzelne Längsspalten, welche Zellreste umschließen können, unvollkommen getrennt. An seiner Oberfläche wird dieser Sehnenfaden wieder von einer Grenzmembran überzogen.

Nach der Schilderung dieser hoch entwickelten Sperrvorrichtungen sollen einige andere, welche mehr oder minder deutliche Zeichen der Rückbildung zeigen, besprochen werden.

Bei der Taube machen sich bereits, wenn auch nur leise Zeichen einer Rückbildung bemerkbar, welche hauptsächlich die geringere Festigkeit und Regelmäßigkeit der plantaren Sehnenbeläge betrifft. Die Sehnenscheiden sind sehr dünnwandig und rein fibrös; ihre Sperrschneiden sind jedoch noch scharf und verursachen beim Darüberfahren mit der Nadelspitze über die Innenfläche der isolirten Scheide ähnliche Widerstände, wie beim Sperling. Zerzupft man eine frisch isolirte Scheide, so gelingt es leicht bogenförmige, zelllose, biegungselastische Rippen zu isoliren. Diese bilden wieder den proximad gerichteten Rand (Fig. 31*Z*) der Sperrschneide, welcher bei der Beugung aufgestellt werden kann; distad geht derselbe in eine zellenreiche, mehr lockere Lage (*L*) über, in welcher feinste Blutgefäßchen verlaufen und von welcher nicht selten die bekannten zottigen oder faserigen Fortsätze abgehen, welche in die Höhlung der Sehnenscheide hineinragen. Hervorgehoben muss werden, dass mit solchen Sperrschneiden bei der Taube auch noch die vorvorletzten Phalangen, sowie die Hinterzehe ausgerüstet sind; allerdings scheinen sie an ersterer Stelle schon ziemlich flach und weiter aus einander zu liegen. An der Hinterzehe jedoch reichen sie bis in die Gegend des Gelenkköpfchens der basalen Phalanx und beträgt ihre Zahl noch 40.

Der knorpelartige Belag an den plantaren Flächen der Beugesehnen erscheint nicht mehr so regelmäßig, wie bei Sperling und Krähe. Er besteht aus großen, vielfach gestielten, keulenförmigen Höckern (Fig. 31*H*), welche da und dort mit runden Kuppen über die Reihe hervorragen (H^1). Ranvier hat sie als kleine Knorpelpolypen aufgefasst. An einer versilberten Sehne, von der Fläche betrachtet, zeigen sie (Fig. 32) rundliche, ovale oder unregelmäßige Formen und erscheinen leicht gequollen durch die Reduktion in angesäuertem Wasser — ein Beweis für ihre rein fibröse Natur —, theilweise aus einander gedrängt; einzelne mit queren, furchenartigen Eindrücken versehen (Fig. 32*1*), welche von den Rändern der Sperr-

schneiden herrühren. Vom Rande einzelner Höcker sieht man wieder fadenförmige Anhänge (Fig. 32 *An*) abgehen. Die stark gewölbten Kuppen lassen bei ganz oberflächlicher Einstellung keine Zellen erkennen. Bei etwas tieferer treten aber solche in großer Anzahl hervor; an isolirten solchen Zellterritorien, die einfach mit dem Messer abgestreift werden können, zählte ich vier bis zwölf und mehr schöner blasiger Zellen mit zarten, aber deutlichen Kapseln (Fig. 37 *K*). Sie lassen meist nur einen dünnen Mantel feinfaseriger Substanz (*H*) frei, welche wieder von einer stärker lichtbrechenden Membran (*M*) umschlossen wird. Ranvier (8, XV, p. 78) giebt an, dass sich die Kapseln mit Chinoleïnblau violett färben; ich erhielt mit dem viel empfindlicheren Thionin nur eine Blaufärbung. Auch bei anderen Färbeversuchen erwiesen sich die Kapseln als rein acidophil, so dass die Zellen nur als vesiculöse, nicht als Knorpelzellen aufgefasst werden können.

Dagegen findet man in den Sesamknötchen an den Gelenkstellen Zellen mit deutlich basophilen Kapseln, um welche herum noch verwaschene Höfe zu sehen sind, welche die bekannte Metachromasie mit Thionin, Safranin, Chinoleïnblau etc. geben. Auffällig ist die nahezu kugelige Form des distalsten ventralen Sesamknötchens, von welchem das lange (an der Hinterzehe fast 4 mm messende) ventrale elastische Band entspringt.

Verfolgt man die Oberfläche an der versilberten Sehne wieder proximad, so findet man zunächst, wie dies Ranvier (7) geschildert hat, dass die Höcker nicht, wie bei der Krähe, gleich in geschlossenem Verbande die Sehnenfläche bedecken, sondern zuerst vereinzelt auftreten, um erst später sich dicht an einander zu schließen. Proximad sinken die Höcker zu einer flachen Felderung ab (Fig. 33). Die Größe der einzelnen Felder (*T*), deren Grenzen (*S*) durch körnigen Silberniederschlag deutlich hervortreten, entspricht zunächst noch der Größe der Höcker; die Felder umschließen verstreute Gruppen von zwei bis vier rundlichen oder gegenseitig sich abplattenden Zellen, welche sich durch dünne Kapseln (*K*) von der anscheinend homogenen Grundsubstanz abzugrenzen scheinen. So entsteht ein Bild, welches sehr an echtes Knorpelgewebe erinnert. Weiterhin nehmen die Felder sehr rasch an Größe ab, die Zellen schließen sich enger zusammen zu Gruppen von drei bis sechs (Fig. 34 *ZG*), welche durch Streifen von reichlicher Grundsubstanz (*ZW*), die durch das Silber tief gebräunt erscheinen, getrennt werden, während zwischen den Zellen nur dünne solche Scheidewände hindurchziehen. Indem sich

die Zellen immer dichter an einander schließen und stärker abflachen, geht aus der vorigen Zeichnung sehr bald die eines typischen Endothels hervor (Fig. 36).

Die Höcker bedecken aber an den langen Sehnen der Vorderzehen die plantare Oberfläche nicht mehr ununterbrochen. In der Gegend der Insertion des distalen elastischen Bandes schiebt sich ein unregelmäßiges Feld von ca. 1—2 mm Länge ein, in welchem die Oberfläche glatt wird und von einer der oben geschilderten Übergangsformen bedeckt erscheint. An einer solchen Unterbrechungsstelle konnte ich aber noch ein anderes, sehr eigenthümliches Oberflächenbild wahrnehmen (Fig. 35). Die Zellen waren noch ziemlich groß und bildeten weit getrennte Gruppen (*ZG*) von sechs und mehr, innerhalb welcher nur zarte, gebräunte Scheidewände die Grenzen bildeten. Von den Außenrändern vieler Zellen aber setzten sich in die breiten Grundsubstanzzüge (*ZW*) hinein faden- oder schweifartige, manchmal verästelte Anhänge (*An*) fort, welche entweder frei ausliefen oder benachbarte Zellgruppen verbanden.

Vielleicht hat man hier die Anlagen jener zotten- und fadenförmigen Anhänge im Bereiche der Höcker vor sich.

Die knorpelartigen Höcker greifen bei der Taube noch ziemlich weit um die Seitenränder der abgeflachten Sehnen. Die Länge der von ihnen bedeckten Flächen beträgt an den Vorderzehen (unterbrochen) 12—13 mm, an der Hinterzehe noch 6,4 mm. Die Dicke des Belages betrug an der in Fig. 31 abgebildeten Stelle noch 130 μ. Die Verbindung der Höcker mit der Sehne wird einfach durch die aus dieser in jene einstrahlenden Fibrillen hergestellt, ohne dass eine eigene verbindende Zwischenlage von vesiculösem Gewebe, wie bei Krähe und Sperling zur Entwicklung käme.

Bei der Taube hatte ich auch Gelegenheit die embryonale Anlage der Sperrvorrichtung zu untersuchen. Bei Embryonen kurze Zeit vor dem Ausschlüpfen findet man unter den proximalen Phalangen den Spaltraum zwischen der Anlage der tiefen Beugesehne und ihrer Sehnenscheide bereits ausgebildet, während der unter den vorletzten Phalangen eben erst in Bildung begriffen ist.

Der folgenden Beschreibung liegen sagittale Längsschnitte durch die vierte Zehe eines solchen Taubenembryo zu Grunde, dessen Fuß in Pikrinsublimat fixirt worden war. Betrachtet man die einander zugewandten Flächen der Beugesehne und ihrer Sehnenscheide im Bereiche der ersten und zweiten Phalanx, so bemerkt man nichts

Auffälliges; die Oberflächen der dichtzelligen Anlagen erscheinen vollkommen glatt.

Unter der dritten Phalanx jedoch zeigen sowohl Sehne als Sehnenscheide eigenthümliche Oberflächenbildungen. Auf der plantaren Fläche der Sehne (Fig. 38) sitzt eine im Wesentlichen zweischichtige 19—22,5 μ hohe Lage großer eigenthümlicher Zellen auf, welche vor Allem durch ihren lockeren Zusammenhang ausgezeichnet sind. Die basalen besitzen rundliche Formen, eine Größe von 8—10 μ, ein dichtfädiges Protoplasma und einen oder zwei große rundliche oder ovale Kerne. Viele derselben werden im Zustande der Mitose (Fig. 38 *M*) getroffen.

Während einzelne dieser Zellen und zwar die den längsverlaufenden Spindelzellen der Sehnenanlage aufsitzenden ebenfalls noch kurze Ausläufer parallel zur Längsachse der Sehne erkennen lassen, scheinen andere, etwas emporgerückte, solche Ausläufer senkrecht gegen die Oberfläche emporzusenden, welche sie mit der oberflächlichen Zelllage verbinden.

Letztere besteht aus seitlich vollkommen getrennten oder gegenseitig sich nur leicht berührenden Zellen mit kopfartig abgerundeter Oberfläche (Fig. 38 *H*) und einem im Ganzen kugeligen oder leicht keulenförmigen Körper von etwa 9,6 μ Durchmesser, welcher einen oder zwei nahe der Oberfläche gelegene, bläschenförmige Kerne umschließt. Von der Basalfläche dieser Zellen gehen 8—10 μ lange, zarte flügel- oder röhrenförmige Fortsätze aus (Fig. 38 *F*), welche theils zwischen die basalen Zellen eindringen, theils mit diesen zusammenzuhängen scheinen und dann den Eindruck flächenhafter, langausgezogener Intercellularbrücken hervorrufen.

Diese eigenthümlichen Zellen müssen offenbar als Anlagen der Höcker aufgefasst werden und zwar scheint jede, nachdem durch wiederholte Theilung und Nachrücken von unten eine genügende Anzahl von Zellen die Oberfläche bedeckt, einen der später vielzelligen, fibrösen Höcker zu bilden; wenigstens besitzen diese Zellen schon in diesem Stadium nicht selten mehr als einen Kern nahe ihrer kopfförmig vorgewölbten Oberfläche.

Nicht minder eigenthümlich gestaltet erscheint die gegenüberliegende Oberfläche der Sehnenscheide (Fig. 39).

Auf derselben erheben sich eine Reihe von Querwülstchen, welche durch mehr oder minder tiefe Furchen getrennt erscheinen und am Durchschnitt wie kraterähnliche oder auch mehr abgeflachte Gipfelchen emporragen (Fig. 39 *K*).

Jede dieser Hervorragungen — die Anlage der zukünftigen Sperrschneide — besitzt einen Sockel von kleinen, runden stark färbbaren Kernen (*BZ*), von denen aus eine undeutliche, gegen den Gipfel zu konvergente Faserung auszugehen scheint, ohne dass irgendwie deutliche, trennende Zellgrenzen wahrzunehmen wären; die ganze Sockelmasse macht vielmehr den Eindruck eines Syncytiums. Die Substanz des Gipfels selbst erscheint vollkommen kernfrei, stark acidophil und dicht punktirt, welche Punktirung, wie ich vermuthe, querdurchschnittenen Fibrillen entspricht.

An den Abdachungen der Gipfel schieben sich oft deutlich abgegrenzte Fortsätze seitlich gelegener Zellen (*SZ*) empor, welche die Oberfläche der Gipfelchen zu bedecken scheinen.

Vergleicht man dieses Verhalten mit den Bemerkungen, welche ch über die Histogenese der Sperrschneiden bei Sperling und Krähe gemacht habe, so wird man schon in der embryonalen Anlage unschwer Analogien mit dem fertigen Zustande finden.

Noch weitere Rückschritte weist die Sperrvorrichtung an dem Lauffuße des großen Brachvogels (*Numenius arquatus*) auf und zwar finden wir hier besonders die Sperrschneiden rückgebildet; trotzdem muss als überraschend angegeben werden, dass sie auch an der Hinterzehe des Thieres noch in einer Form erhalten sind, welche eine funktionelle Bedeutung derselben möglich macht. Dies ist um so bemerkenswerther, als beim Huhn und bei der Ente, wie wir sehen werden, an der Hinterzehe von irgendwie funktionstüchtigen Überresten der Sperrschneiden nichts mehr zu finden ist.

Wie Fig. 40 zeigt stellen die »Sperrschneiden«, welche hier diesen Namen schon nicht mehr verdienen, an der Hinterzehe im sagittalen Längsschnitte wulstförmige Erhabenheiten vor (*Z*), welche beutelartig gegen die Fußwurzel gerichtet sind. Sie besitzen einen rein fibrösen Charakter, lassen in ihren Kuppen deutliche cirkuläre Bündel (*c*) erkennen und enthalten meist nur spärliche, manchmal etwas zahlreichere Zellen eingelagert, von denen einzelne deutlich vesiculösen Charakter zeigen (*VZ*).

Besonders deutlich hebt sich an ihnen das Oberflächenhäutchen ab. Gelegentlich verläuft in einem solchen Querwulst ein stärkeres Arterienästchen, das dann am Längsschnitt ebenfalls quer getroffen erscheint (Fig. 38 *G*).

Aus den proximad sich öffnenden Spalten zwischen den Wülsten ragen häufig zottige, faserige Anhänge (*An*) hervor.

Von der Fläche betrachtet zeigt die dünne Sehnenscheide deutlich die grobgebündelten, von kürzeren, einfache Zellreihen einschließenden Spalten durchsetzten Querbündel (Fig. 41 *cB*), welche den Sperrschneiden entsprechen. Sie stehen durch Bündelaustausch vielfach unter einander in Verbindung (*a*) und erheben sich ihre proximalen Ränder (*Sp*) nur an wenigen Stellen (an der vorderen Mittelzehe) zu stumpfen Schneiden. Aus den Zwischenräumen zwischen den Bündeln ragen oder quellen förmlich rundliche, beutel- oder fadenförmige Anhänge hervor, welche aus einer faserigen Hülle und einzelnen oder kleineren Gruppen blasiger Zellen bestehen; sie erinnern oft geradezu an die gestielten Höcker an der plantaren Sehnenoberfläche (*An*).

Diesen Bau zeigt die Sehnenscheide der ersten, dritten und vierten Zehe; die der zweiten Zehe ließ ein etwas anderes Verhalten erkennen. Ihre Oberfläche erscheint am sagittalen Längsschnitt glatt und wird nur von ziemlich seichten, höchstens 26 μ tiefen Furchen in unregelmäßigen Abständen durchzogen. Am Durchschnitt erscheinen die Furchen als hakenförmig gebogene Spalten mit proximad gerichteter Konvexität, so dass noch eine Art von Sperrschneidenrand entsteht. Das ganze zwischen zwei solchen Furchen gelegene Band ist sehr zellarm und vorwiegend aus cirkulären Bündeln zusammengesetzt. Am Grunde der Spalten entspringen kleine Höckerchen, jedoch ohne die Oberfläche zu überragen.

Als weiterer Ausdruck der Rückbildung ist besonders zu betonen, dass sich diese Sperrwülste nur mehr unter den vorletzten Phalangen, auch an der dritten und vierten Zehe finden.

Die Sehnenbeläge bestehen aus gestielten, keulenförmigen Höckern, deren Höhe (an der zweiten Zehe gemessen) 80 μ erreichen kann. Ihre Kuppen sind fast zellenlos, vielfach parallel zur Längsachse des Höckers fibrillär zerklüftet, wie aufgefasert (Fig. 40 *H*). Möglicherweise ist dies durch den nicht ganz tadellosen Erhaltungszustand des Objekts bedingt, welches ich vor der weiteren Härtung wegen leichter Eintrocknung der Haut in $^1/_2\,^0/_0$iger Kochsalzlösung erweichen musste. Am Sehnenbelag der zweiten Zehe finde ich die Höcker aber wohl abgerundet und von dem Grenzhäutchen überzogen.

Die Stiele oder Hälse der Höcker sind dagegen sehr zellreich und enthalten theils nackte, theils ziemlich große, mit scharf ausgeprägter Kapsel versehene vesiculöse Zellen. Einzelne dieser Kapseln fand ich deutlich basophil. Legt man eine ganze Sehne in verdünnte Lösung von Delafield's Hämatoxylin, so färbt sich der ganze Seh-

nenbelag tief dunkel und hebt sich dadurch von der benachbarten Oberfläche deutlich ab. Die Länge der bedeckten Flächen war an den einzelnen Zehen sehr ungleich: sie betrug an der Hinterzehe etwas über 1 mm, an der zweiten 7,4 mm, an der dritten 5 mm und an der vierten 2,3 mm.

Im Ganzen hat man den Eindruck, als wäre die Rückbildung der Sperrvorrichtung an der zweiten und dritten Zehe weniger weit gediehen, als an den zwei anderen.

Sehr kräftig sind an den Vorderzehen die ventralen elastischen Bänder entwickelt und sitzt das distale der zweiten Zehe der Sehne mit besonders breiter Fläche (4,8 mm) auf. Die Sesamknötchen, an denen sie entspringen, sind durchweg sehr massig, stark gerundet und reich an vesiculösen Zellen mit basophilen Kapseln; auch über die Kapseln hinaus, zwischen die Faserbündel hinein reicht die basophile Substanz, so dass sich diese Knötchen im Ganzen stark mit basischen Farbstoffen und metachromatisch mit Safranin und Thionin färben.

Ähnliche Verhältnisse, namentlich gut ausgebildete (bis 6 mm lange) Sehnenbeläge und cirkuläre Bündel in der Sehnenscheide fand ich auch an den Zehen der Schnepfe (*Scolopax rusticola*).

Auch beim Huhn zeigt die Sperrvorrichtung entschiedene Zeichen der Rückbildung, die besonders im Verhalten der Hinterzehe hervortreten. Bekanntlich muss das Huhn, wenn es sich zum Hocken auf einem Stabe oder einer Sprosse niederlässt, erst das Gleichgewicht suchen; auch schmiegt es sich gern an einen festen Gegenstand an.

Die Sehnenscheiden sind weich, dünnhäutig und besitzen die degenerirten Sperrschneiden nur unter den vorletzten Phalangen. An den Vorderzehen stehen sie in ihrer Entwicklung etwa zwischen denen der Taube uud des Brachvogels und stellen von vielen Spalten durchsetzte, cirkuläre Faserbündel dar, zwischen welchen wieder zottige Anhänge hervorragen. Ihre proximad über die Fläche sich erhebenden, stumpfen Ränder legen sich leicht in Runzeln und Fältchen. An der zweiten Zehe zähle ich 40 solcher Wülste.

Betrachtet man die frei präparirte Sehnenscheide der Hinterzehe von der Fläche, so zeigt auch diese eine, wenn auch wenig deutliche Querstreifung. Wie man am sagittalen Längsschnitt sieht (Fig. 42), beruht dieselbe auf dem Vorhandensein seichter Einschnitte in der fibrösen Wandung, welche am Durchschnitt nur mehr V-förmig, nach oben zu weit offen erscheinen, auch nicht mehr über die ganze Breite der Sehnenscheide ziehen, sondern oft mitten in derselben sich verlieren (*Sp*). Die Zell-

territorien an den Beugesehnen besitzen wieder die keulenförmige, gestielte Form, sind jedoch größer und zellenreicher, als die der Taube und lassen sich ziemlich leicht isoliren (Fig. 18); sie verursachen aber beim Darüberfahren mit dem Skalpell noch deutlich ein rauhes, knirschendes Gefühl. Zum Unterschied von denen der Taube vermisse ich an diesen Zellen auch eine deutliche Kapsel, obzwar Ranvier (8 XV, p. 228) eine große Anzahl von solchen, die sich mit Chinoleïnblau violett färben sollen, beschreibt. Ich finde die Zellen, welche in den Territorien nicht gleichmäßig vertheilt sind, sondern meist mehrere Gruppen bilden (Fig. 18 *ZN*), nackt in der feinfaserigen Grundsubstanz liegen, die allerdings bei der großen Menge der Zellen — ich zähle an einem isolirten Territorium gegen 30 — oft nur in Form dünnster, kapselartiger Züge zwischen den Zellen erhalten ist. Aber auch wo die Zellen an die breitere, fibrilläre Rinde des Territoriums stoßen, ist von einer besonderen Kapsel, wie bei der Taube, nichts zu sehen.

Häufig gehen von der faserigen Rinde lange kegelförmige Fäden ab.

Diese Höcker sitzen direkt den Fibrillenbündeln der Sehne auf und gehen an keiner Sehne weiter, als bis zum Ansatz des distalen elastischen Bandes; als Längsmaße für die von ihnen bedeckten Flächen fand ich an der vierten Zehe kaum 5 mm, an der dritten 7—8 mm, an der zweiten 7 mm. An der Hinterzehe findet man stellenweise ganz nahe dem distalen Ende der Sehne noch einzelne oberflächliche Zellgruppen durch undeutliche Spalten von einander geschieden, welche aber immerhin bei vorsichtigem Darüberfahren mit dem Skalpell noch als Rauhigkeit gefühlt werden können.

Auffallend kräftig sind beim Huhn die ventralen elastischen Bänder entwickelt und erreicht das proximale, welches nur wenige Millimeter hinter dem distalen (also noch unter derselben Phalanx) in die Sehne einstrahlt, die Breite der Sehne und kann auf eine Länge von 10 mm gedehnt werden.

Das Sesamknötchen, von welchem dieses elastische Band entspringt, ist rein fibrös, ohne Einlagerung vesiculöser Zellen, so viel ich an Isolationspräparaten von der dritten Zehe und den Schnitten durch die Hinterzehe sehen kann.

Vergleicht man mit diesen Befunden die Verhältnisse bei einem großen, wildlebenden Hühnervogel, wie z. B. beim Auerhahn (*Tetrao urogallus*), so findet man auch hier ausgesprochene Rückbildung der Sperrvorrichtung. Allerdings kann derselben bei einem so schweren Vogel, der in der Regel nur dickere Äste zum Sitzen aufsucht, nicht

jene Bedeutung zukommen, wie z. B. bei der Krähe. Funktionslos ist aber die Einrichtung sicher auch hier nicht.

Die plantaren Oberflächen der Profundussehnen zeigen, wie sich schon durch Streichen mit dem Skalpell über die Sehnenfläche feststellen lässt, knorpelartige Beläge nur an den distalen Enden unter den vorletzten Phalangen. Sie erreichen eine Dicke von etwas über 100 μ und bestehen aus ziemlich unregelmäßigen, oft deutlich gestielten Höckern von fibrösem Charakter, ähnlich denen bei der Taube. Auch von der Fläche gesehen erscheinen die Territorien sehr unregelmäßig, meist aber ausgesprochen längsoval und quer zur Sehnenlängsachse gestellt. Die Kuppen der Höcker setzen sich vielfach in fadenförmige oft ausgefranste Anhänge fort.

In ihren tieferen Partien enthalten die Höcker ziemlich zahlreiche, vesiculöse d. h. mit deutlichen, acidophilen Kapseln versehene Zellen, während gegen die Oberfläche die Zellen Rückbildungserscheinungen zeigen, etwa wie beim Mäusebussard. Unmittelbar unter den Höckern beginnt das längsfaserige, typische Sehnengewebe. Die Ausdehnung dieser Beläge, welche im frischen Zustande durch ihre leicht bräunliche Färbung von dem glänzenden Sehnenspiegel der Umgebung abstechen, nimmt an den Zehen von innen nach außen ab. Ich fand die Länge der bedeckten Fläche an der zweiten Zehe mit 8,4 mm, an der dritten mit etwas über 4 mm und an der vierten mit beiläufig 2 mm. Auch an der in die Höhe gerückten Hinterzehe findet sich ein rauhes Feld von ungefähr 2 mm Länge, an welchem die keulen- und zapfenförmigen Höcker ziemlich weit aus- und durch einander stehen und durch besonders zahlreiche und lange, fransenartige Fortsätze ausgezeichnet sind. Einzelne sitzen mit ganz engem Halse als zerklüftete, polypenartige Bildungen der Oberfläche auf (Fig. 43 *H*). Sehr eigenthümlich gestaltet sich das Verhalten der Sehnenscheiden, das einer genaueren Untersuchung werth wäre.

Betrachtet man die isolirte Sehnenscheide einer Vorderzehe von der Innenfläche, so sieht man ziemlich derbfaserige und stark gewölbte, cirkuläre Faserbündel von 75—156 μ Breite wulstförmig an derselben vorspringen. Die Bündel verlaufen in distad konvexen flachen Bogen und stehen durch Bündelaustausch an vielen Stellen unter einander in Verbindung. Sie sind zellarm und auch in den tiefen, proximal sich öffnenden Furchen zwischen ihnen erheben sich dünne Blätter eines mehr lockeren, aber ebenfalls nicht sehr zellreichen Gewebes. Unter der vorletzten Phalanx der zweiten Zehe zähle ich beiläufig 48 solcher Wülste.

Am sagittalen Längsschnitt ergiebt sich so ein Bild ganz ähnlich dem vom Brachvogel in Fig 40 *V* abgebildeten, nur sind die Wülste etwas massiver und zellärmer.

Sehr eigenthümlich ist nun aber die Unterlage, auf welcher diese fibröse Platte der Sehnenscheide, welche sammt den Wülsten etwa eine Dicke von 115—130 μ erreicht, aufsitzt.

Ich lege der Beschreibung dieses Verhaltens eine Reihe von Sagittalschnitten durch die Hinterzehe zu Grunde.

Während die Sehnenscheide im distalen Theile glatt und dünnhäutig (40—50 μ) ist, verdickt sie sich gegen die Basis der Phalanx zu einer fibrösen Platte von 246 μ Dicke vorwiegend längsverlaufender Bündel, welcher noch weiter basalwärts an der Innenfläche eine Lage cirkulärer, sehniger Bündel aufgelagert wird.

Dieser fibrösen Platte liegt innen eine mehr lockere, von zahlreichen elastischen Fasern, später auch von Fettzellen durchsetzte Schicht von ebenfalls zunehmender Dicke an, welche, sobald sie etwas mächtiger geworden ist, von großen, lückenartigen, buchtigen anscheinend leeren Räumen durchsetzt wird, die wieder von sehr eigenthümlichen, drehrunden, verästelten, fast hornartigen Fäden durchzogen werden. Von der Stelle an, wo die dünne, glatte Sehnenscheide dicker wird, lagert sich diesem geschilderten Gewebe die eigentliche, oben beschriebene Sehnenscheide mit ihren Ringfaserwülsten auf.

Letztere zeigen an der Hinterzehe in so fern eine als Rückbildung zu bezeichnende Veränderung, als die cirkulären Bündel distal zu flachen, kaum 40 μ hohen, fibrösen Platten von über 400 μ Breite verschmolzen sein können, denen sich proximad durch ganz unregelmäßig gestellte Spalten oder breitere Zwischenräume getrennte Bänder von 100—130 μ Breite und bis zu 100 μ Dicke anschließen. Die fast prismatischen Querschnitte dieser Bündel zeigen die typische Sehnenstruktur. Die Sperrwülste sitzen demnach beim Auerhahn einer besonders elastischen Unterlage auf. Was den Inhalt der diese Elasticität offenbar erhöhenden lakunären Räume unter der cirkulärfaserigen Sehnenscheide betrifft, so konnte ich zu keiner klaren Vorstellung gelangen. Flüssigkeit scheint es nicht zu sein, da man an dem in Formol fixirten, in Salpetersäure entkalkten und gefärbten Objekt nicht die geringsten Niederschlagsspuren wahrnehmen kann. Die Räume erscheinen vielmehr vollkommen leer, ihre Wände glatt und so dicht, dass man eher an eine Art seröser Höhlungen denken könnte.

Bei der Ente finden wir im Wesentlichen ähnliche, aber noch etwas weiter gediehene Rückbildungserscheinungen wie beim Huhn.

An den Vorderzehen lassen die Sehnenscheiden im Bereiche der vorletzten Phalangen querlaufende ziemlich flache Faserbündel erkennen, deren proximale Ränder sich sperrschneidenartig über die Fläche erheben. Diese Bündel fließen vielfach unter spitzen Winkeln unter einander auch in der Mittellinie zusammen (Fig. 44 *a*). Auffallend reichlich und stark entwickelt sind die aus den zellreichen Zwischenräumen zwischen den Bündeln heraustretenden und im Binnenraum der Sehnenscheide flottirenden zotten- oder fadenförmigen Anhänge (Fig. 44 *An*), welche ebenfalls eine große Anzahl von Zellen umschließen können.

An der dritten Zehe zähle ich beiläufig 30 solcher rudimentärer Sperrschneiden.

Auch die Sehnenbeläge zeigen große Ähnlichkeit mit denen beim Huhn; die gestielten, keulenförmigen Territorien sind ungemein zellreich, so dass zwischen und um die kapsellosen protoplasmaarmen Zellen nur spärliche, feinfibrilläre Grundsubstanz übrig bleibt.

Solche frisch isolirte Zellbezirke färbten sich in stark verdünnter Lösung von rektificirtem Methylenblau leicht metachromatisch violett, die Zellen blau.

Am deutlichsten tritt der weitere Grad der Rückbildung an der Hinterzehe hervor. Die Sehnenoberfläche (Fig. 45 *PO*) ist vollkommen glatt, kaum hier und da die Zellen des Tendilemms etwas vermehrt. Dessgleichen die Innenfläche der dünnhäutigen Sehnenscheide; nur in ihrem proximalen Theile kann man an ihrer Oberfläche einige abgeplattete, von einander mehr oder minder weit getrennte cirkuläre Faserbündel gewahren (Fig. 45 *SB*), welche als letzter Rest der Sperrschneiden anzusprechen sind.

Im Übrigen sind die elastischen Bänder, besonders die ventralen gut entwickelt und eben so fällt durch seine Größe das Sesamknötchen in der ventralen Wand des distalsten Interphalangealgelenkes auf; es besteht jedoch ausschließlich aus verfilzten, derben fibrösen Bündeln mit zwischengelagerten Zellplättchen und entbehrt der vesiculösen Zellen, wie beim Huhn.

Ähnlich wie bei der Ente fand ich auch bei der Schneegans (*Anser hyperboreus*) Sperrwülste und Sehnenbeläge (an der dritten Zehe 6 mm lang) deutlich ausgebildet.

In der Erwartung auch keine Spur der Sperrvorrichtung mehr anzutreffen untersuchte ich endlich noch die Zehen eines Tölpels

(*Sula fiber*), die ich meinem Freunde Dr. S. v. SCHUMACHER verdanke und die eines indischen Storches (*Xenorhynchus asiaticus*, Jabiru), von welchem ein Lauf mir mit so manchem anderen werthvollen Material von dem Kustos am k. k. naturhistorischen Hofmuseum in Wien, Herrn Privatdocenten Dr. LORENZ v. LIBURNAU, in entgegenkommendster Weise zur Verfügung gestellt worden war, wofür ich hier nochmals meinen Dank ausspreche.

Meine Erwartung wurde jedoch getäuscht; in beiden Fällen fanden sich, bei *Sula* sogar an der Hinterzehe deutliche Reste der Sperrvorrichtung.

An der vorderen Mittelzehe von *Sula* zeigte die kräftige Sehne auffallend dünne elastische Bänder und an ihrer plantaren Oberfläche mit der Lupe gesehen helle, bogenartige Querstreifen mit distad gerichteter Konvexität, besonders deutlich proximal vom distalen elastischen Bande, welche Abdrücke der Sperrwülste auf der Sehnenoberfläche darstellen.

Von der in verdünntem Alkohol macerirten Sehnenoberfläche lässt sich der Belag mit dem Skalpell leicht zusammenhängend abtragen. Derselbe färbt sich intensiv mit DELAFIELD's Hämatoxylin; er besteht aus leicht isolirbaren, keulenförmigen, fibrösen Höckern, welche mit kleinen, rundkernigen Zellen dicht erfüllt erscheinen; besonders gegen die rundliche Oberflächenkuppe sind sie so dicht gedrängt, dass von einer Zwischensubstanz kaum etwas zu sehen ist. Von der Kuppe der Höcker gehen vielfach drehrunde, fadenförmige, oft glasartig homogene Anhänge ab. Die von diesem zellreichen Belage bedeckten Flächen erreichen noch beträchtliche Ausdehnung. Die distalen elastischen Bänder inseriren erst sehr weit proximalwärts von der Endphalanx (bei der vierten Zehe beträgt die Entfernung 22 mm) und bis zu dieser Insertion erscheinen die plantaren und seitlichen Flächen der Beugesehnen von den Höckern bedeckt. So betrug die Länge dieser bedeckten Fläche an der vierten Zehe 18 mm, an der dritten über 20 mm und selbst an der Hinterzehe fast 15 mm.

Die Sehnenscheiden lassen sich leicht von dem aufgelagerten Fettgewebe isoliren und stellen dann knorpelartig elastische Halbröhren dar. Die Faserbündel an ihrer Innenfläche springen noch mit ausgesprochenen proximad geneigten Rändern vor und ist ihre Zahl bei der Länge der Phalangen eine sehr beträchtliche. So zähle ich unter der vorletzten Phalanx der vierten Zehe gegen 60 und selbst noch an der Hinterzehe über 30.

Im Ganzen zeigt demnach *Sula* eine noch viel besser entwickelte oder erhaltene Sperrvorrichtung, als die Hühnervögel.

Bei *Xenorhynchus* zeigte die Sehne des tiefen Zehenbeugers der zweiten Zehe unter der vorletzten Phalanx eine starke Abflachung und wenige Millimeter hinter der Insertion eine beiläufig 8 mm lange, leicht bräunliche Trübung ihrer plantaren Oberfläche, welche auch auffallend rauh erscheint. Die zugehörige Sehnenscheide zeigt in einer Länge von etwa 10 mm eine deutliche Querstreifung durch weißliche, gegen die Seitenränder der Sehnenscheide verschmelzende Faserbündel, welche um so deutlicher mit der Lupe wahrgenommen werden können, als zwischen ihnen eine röthliche, lappige Fettmasse durchschimmert, welche der Sehnenscheide im Bereiche der Beugefläche aufliegt. Die Faserbündel ragen nur wenig über die Oberfläche vor und zwischen ihnen sitzen, ähnlich wie bei *Numenius* (Fig. 41 *An*), zahlreiche zotten- oder keulenförmige fibröse, zellreiche Anhänge.

An der dritten Zehe misst der Sehnenbelag nur 6 mm und erscheinen die Querbündel in der Sehnenscheide bedeutend schwächer.

An der Hinterzehe konnte ich weder an der Sehne noch an der Scheide eine Spur der geschilderten Bildungen finden.

Dagegen boten die Höcker von der plantaren Fläche der tiefen Beugesehne der dritten Zehe, welche ich isolirt hatte (durch Abstreifen mit dem Skalpell) ein überraschendes Bild.

Dieselben erreichen eine beträchtliche Größe (vgl. z. B. Fig. 43 vom Auerhahn mit der gleich vergrößerten Fig. 46, welche einen solchen isolirten Höcker darstellt) und besitzen einen fibrösen Mantel (*R*), welcher der Oberfläche zugekehrt ist und einen echten Knorpelkern (*K*), dessen Grundsubstanz sich an der Oberfläche auffasernd in den fibrösen Mantel verliert.

Die Kapseln der vesiculösen Zellen sind hier verschmolzen zu einer anscheinend homogenen und festen Intercellularsubstanz.

Es ist mir somit nicht gelungen einen Vogel zu untersuchen, welcher keine Spur der eigenthümlichen Umbildungen an der plantaren Oberfläche seiner tiefen Zehenbeugesehnen und der zugehörigen Fläche der Sehnenscheiden aufgewiesen hätte, welche sich bei den Baumvögeln zu einer so ausgesprochenen Sperrvorrichtung entwickelt haben. Ich möchte daher auch zweifeln, dass beim Kiebitz sich keine Spur des eigenartigen Belages an den Sehnen finden sollte, wie

Ranvier behauptet. Dies um so mehr, als so nahe Verwandte, wie Brachvogel und Schnepfe die Beläge auf das deutlichste zeigen.

Es wäre gewiss nach mehr als einer Richtung von großem Interesse, diese Untersuchung auf alle Arten typisch verschiedener Vogelfüße, besonders den Kletter- und Haftfuß, auszudehnen, zugleich aber auch die Entwicklung dieser, wie man sieht, histologisch so mannigfaltigen und zähe vererbten Einrichtung zu verfolgen.

Wien, 30. Juli 1902.

Litteratur.

1. Bergmann u. Leuckart, Anat.-physiol. Übersicht des Thierreiches. Vergl. Anat. u. Physiologie. Stuttgart 1852.
2. J. A. Borelli, De motu animalium. Lugdun. Batav. 1685.
3. Gadow, in Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. VI. Bd. 4. Abth. I. Anat. Theil. Leipzig 1891.
4. N. Loewenthal, Questions d'Histologie. La cellule et les tissus au point de vue général. 1901. p. 163.
5. W. Marshall, Der Bau der Vögel. Leipzig 1895.
6. Owen, Todd's Cyclopaedia of Anat. and Physiol. Vol. I. 1835/1836. p. 296.
7. Ranvier, Sur les tendons des doigts chez les oiseaux. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. Vol. CVIII. 1889. p. 433, 480 und Journ. de Micrographie. Vol. XIII. 1889. p. 167.
8. Ranvier, Les éléments et les tissus du système conjonctif. — Leçons faites en 1889 au Collège de France. — Journ. de Microgr. Tome XIV, 1890, Tome XV, 1891.
9. Renaut, Recherches sur la transformation vésiculeuse des éléments cellulaires des tendons (Cellules tubulaires de Ranvier. Arch. physiol. Tome IV. 1872. p. 271.
10. J. Schaffer, Eine Sperrvorrichtung an den Zehen des Sperlings (Passer domesticus L.). Vorl. Mitth. Biol. Centralbl. Bd. XXII. 1902. p. 350.
11. Derselbe, Über Knorpelbildungen an den Beugesehnen der Vögel. Centralbl. f. Physiologie. 24. Mai 1902.
12. Stannius, Lehrbuch der vergl. Anatomie. Berlin 1846. p. 276.
13. O. Thilo, Sperrvorrichtungen im Thierreiche. Biol. Centralbl. Bd. XIX. 1899. p. 503.
14. Derselbe, Ergänzungen zu meiner Abhandlung »Sperrvorrichtungen im Thierreiche«. Ebenda. Bd. XX. 1900. p. 425.
15. Derselbe, Kinematik im Thierreiche. Ebenda. Bd. XXI. 1901. p. 513.
16. Tiedemann, Zoologie. II. Bd. Naturgeschichte der Vögel. Heidelberg 1810. p. 364.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXVI—XXVIII.

Fig. 1—16 vom Sperling.

Fig. 1. Sagittaler Längsschnitt durch die vierte (Außen-) Zehe, von der die Haut theilweise entfernt und die Kralle abgetragen ist. Fixirung und Entkalkung in 5% HNO_3, Nachbehandlung mit 5%igem Kalialaun. Delafield's Hämatoxylin. Eosin. Vergr. 17fach. *I.—V.*, erste bis fünfte Phalanx; *PS*, Sehne des M. flexor prof. s. perforans; *I*, Insertion derselben an die Endphalanx; *KB*, knorpelartiger Belag an der plantaren Fläche der Sehne, der bei *Ü* aufhört; *Sp*, *Sp'*, Sperrschneiden der Sehnenscheiden; *HS*, häutige Sehnenscheide; *VZ*, *VZ'*, Ansammlung vesiculöser Zellen an der dorsalen Fläche der Sehne, *S*, S^1, S^2, knorpelartig-vesiculöse Sesamknötchen; *VE*, *VE'*, ventrale elastische Bänder; *DE*, Ursprung des dorsalen elastischen Bandes; *PfS*, Sehne des M. flexor perforatus; *ES*, Extensorsehne.

Fig. 2. Ein Theil der plantaren Oberfläche von der Sehne des tiefen Zehenbeugers gegen das distale Ende hin. *d*, distad, *p*, proximad. Vergr. 55.

Fig. 3. Ein Stück der isolirten Sehnenscheide der eben genannten Sehne unter der vorletzten Phalanx, von der Innenfläche gesehen; *SF*, knorpelartige Scheide von der Fläche; *SP*, im Durchschnitt; *Sp*, Sperrschneiden von der Fläche; *Sp'*, im Durchschnitt. Vergr. 55.

Die Figg. 4—9 stellen Oberflächenbilder von der plantaren Fläche der Profundussehne in proximad vorschreitender Reihenfolge bei 500maliger Vergrößerung dar. Fig. 4. Der knorpelartige Belag nahe dem distalen Ende. Fig. 5. Die Übergangszone (*Ü* in Fig. 1 entsprechend). *Sp*, deutliche Zellbezirksgrenzen *b*, zweikernige Zellen. Beide Figuren nach einer frisch mit Congoroth gefärbten und in Glycerin eingeschlossenen Sehne gezeichnet. Figg. 6—9 sind Silberbilder. Fig. 6. Das typische Bild der Sehnenoberfläche zwischen dem knorpelartigen Überzug und der Vereinigungsstelle mit den beiden anderen Profundussehnen. Fig. 7. Unregelmäßigwerden der Zellen kurz vor dem dichteren Zusammenschluss derselben in Fig. 8. Fig. 9. Typisches großzelliges Endothel, wie es weiter im ganzen Bereich des Laufes gefunden wird.

Fig. 10. Sagittaler Längsschnitt durch eine Reihe von acht Höckern vom distalen Theil des knorpelartigen Belages unter der vorletzten Phalanx. *H*, mehrzellige Höcker; *KK*, basophile Kapseln; *S*, Faserbündel der Sehne; *DZ*, eine in Umwandlung zu Grundsubstanz begriffene Zelle; *Sp*, Spalten zwischen den Höckern; *M*, membranartiger Randsaum; *An*, fadenförmiger Anhang am Durchschnitt. Vergr. 500.

Fig. 11. Sagittaler Längsschnitt durch vier Sperrschneiden vom distalen Theil der Sehnenscheide unter der vorletzten Phalanx der vierten Zehe; *K*, knorpelartiger Theil der Sehnenscheide, *B*, bindegewebiger; *KK*, basophile Kapseln; *Z*, zellfreier Theil der Sperrschneiden; *DZ*, Zellen in Umwandlung; *M*, Membran an der Innenfläche der Sehnenscheide. Vergr. 500.

Fig. 12. Sagittaler Längsschnitt durch die Übergangszone (entsprechend der Flächenansicht in Fig. 5). *Sp*, Grenze zwischen zwei Zellbezirken; *b*, zweikernige Zellen; *M*, membranartiger Grenzsaum; *S*, fibrilläres Sehnengewebe. Vergr. 500.

Fig. 13. Tangentialer Längsschnitt durch den dorsalen Thei einer Sperrschneide (Hinterzehe). *D*, zellenhaltiger Theil am Ursprung nahe dem Knochen; *V*, zellenloser Theil; *Z*, *Z'*, aufgelagerte Bildungszellen im Profil; *M*, Oberflächenhäutchen, theilweise durch die verästelten Ausläufer der Bildungszellen gebildet; bei *M'* von der darunterliegenden fibrillären Masse abgehoben; *DZ*, Reste von fast vollkommen aufgebrauchten Bildungszellen. Vergr. 500.

Fig. 14. Durch einen Tangentialschnitt abgetragene Oberflächenpartie einer Sperrschneide nahe ihrem Ursprung am Knochen (beiläufig der Stelle *Z'* der vorigen Figur entsprechend). DELAFIELD-Congoroth. *Z*, verästelte Bildungszellen von der Fläche; *F*, darunter durchziehende Fibrillen. Vergr. 730.

Fig. 15. Wenig geneigter Flachschnitt durch die Knorpelhöcker an der plantaren Oberfläche der Sehne des Flexor hallucis. 5%ige Alaun-Salpetersäure. DELAFIELD's Hämatoxylin-Congoroth. *a*, durch den Schnitt abgekappte Kuppen; *Sp*, Spalten zwischen den Höckern; *M*, Oberflächenmembran; *T*, zweizellige Territorien; *K*, basophile Kapsel; *H*, Zellhof; *i*, interterritoriale Kittsubstanz, aus der Vereinigung der sich berührenden Membranen hervorgegangen; *DZ*, *DZ'*, Zellen auf verschiedenen Stufen der Umbildung. Vergr. 500.

Fig. 16. Aus einem sagittalen Längsschnitte durch die in Beugegriffstellung fixirte Hinterzehe eines Sperlings. Sehne und Sehnenscheide (Sperrschneiden) in Verzahnung beiläufig unter der Mitte der basalen Phalanx. Figurenerklärung und Vergrößerung wie bei Figg. 10 und 11.

Fig. 17. Innenansicht eines Stückes der Sehnenscheide einer Profundussehne unter der vorletzten Phalanx von *Buteo vulgaris*; frisch frei präparirt und in 1%iger Osmiumsäure fixirt. Vergr. $4^1/_2$.

Fig. 18. Ein frisch isolirtes Zellterritorium von der plantaren Oberfläche einer Profundussehne vom Huhn. *ZN*, Zellnester; *M*, Oberflächenmembran, bei *M'* abgehoben; *OZ*, eine oberflächlich in der Membran gelegene Zelle. Vergr. 500.

Fig. 19. Partie von der plantaren Oberfläche einer Profundussehne der Krähe; frisch abgezogen und in DELAFIELD's Hämatoxylin gefärbt. Bei nicht ganz oberflächlicher Einstellung gezeichnet, so dass die Zellen *Z* der Territorien sichtbar sind. *S*, Grenzen der letzteren; *DZ*, Zellreste; *An*, theilweise verästelte zottenförmige Anhänge zwischen den Territorien hervorragend. Vergr. 500.

Fig. 20. Sehnenscheide und plantare Oberfläche der Beugesehne einer gestreckten Hinterzehe der Krähe im sagittalen Längsschnitt, beiläufig aus der Mitte der basalen Phalanx; *B*, fibröser, *K'*, knorpelartiger Theil der Sehnenscheide; *Z*, die zellenlosen Sperrschneiden umgelegt in die am Durchschnitt spaltförmig erscheinenden Rinnen *Sp'*; *M*, Grenzhäutchen, welches Sperrschneiden und Knorpelhöcker *H* der Sehne überzieht; *Sp*, Spalten zwischen den Höckern; *DZ*, in Umwandlung zu Grundsubstanz begriffene Zellen; *K*, knorpelartige Unterlage der Höcker; *S*, Sehnenbündel. Vergr. 84.

Figg. 21—23. Drei Knorpelhöcker (*H* der Fig. 20) bei 500facher Vergrößerung; 5% HNO_3 in 4%iger Alaunlösung, DELAFIELD's Hämatoxylin Congoroth. *AG*, acidophile Substanz der Oberfläche; *BG*, basophile Substanz; *DZ*, in Umwandlung begriffene Zellreste; *DZ'*, ein solcher zu einer schalenförmigen Bildung verdrückt; *KR*, Kernrest; *VZ*, vesiculöse Zellen; *K*, basophile Kapsel; *K'*, eine solche in Umwandlung; *H*, acidophiler Hof; *F*, fibrilläre Grundsubstanz.

Fig. 24. Eine Sperrschneide (*Z* der Fig. 20) bei 500facher Vergrößerung. *M*, Grenzhäutchen; *Z*, zellfreier, rein acidophiler Theil; *VZ*, zweikernige vesiculöse Zelle; *K*, Kapsel derselben; *F*, Fetttröpfchen; *DZ*, eine Zelle, deren Kapsel und Plasmakörper in diffuser Auflösung begriffen sind; *SDZ*, Gruppen von solchen

Zellen, deren Kapseln und Körper zu einer Art syncytialen schwach basophilen Masse zusammenfließen. Diese umschließt die Kerne und Kernreste *KR*; *ZF*, scheidewandartige Fortsätze dieser basophilen Masse in die zellenlose, fibrilläre Sperrschneide hinein; *Sp*, spaltförmiger Durchschnitt des Lagers der umgelegten Sperrschneide; *An*, Anhang.

Fig. 25. Ein analoger Längsschnitt, wie Fig. 20, von einer in Beugegriffstellung fixirten (MÜLLER's Flüssigkeit-Formol) Hinterzehe der Krähe. Die Stelle ist aber weiter distalwärts und die Sehnenscheide etwas tangential getroffen, wesshalb ihre Wand dicker erscheint. Die Lücken *L* im Knorpelbelag der Sehne sind die Eindrücke der aufgestellten Sperrschneiden *Z*, wie ihre Kongruenz beweist. Beim Losbinden und Abschneiden der Hinterzehe (vgl. Text p. 404) wurde aber die Verzahnung gelöst und die Sehne durch die sich kontrahirenden elastischen Bänder um ein Bedeutendes von der entsprechenden Stelle der Sehnenscheide entfernt. Die Gegenüberstellung der beiden Hälften der Figur versucht künstlich die frühere Stellung (bei der man sich aber die Zähne in den Lücken denken muss) herzustellen. Die übrigen Buchstaben und Vergrößerung wie bei Fig. 20.

Fig. 26. Hinterzehe von *Buteo vulgaris* im Metatarso-Phalangealgelenk losgelöst. Plantare Ansicht der frei präparirten Sehnenscheide nach Entfernung der Beugesehne und Alkoholhärtung. *O*, Öffnung, welche beim Durchschneiden der Sehne an ihrer Insertion entstanden ist; *V*, distale, dünnhäutige Partie der Sehnenscheide, etwas eingesunken; *H*, proximale Partie, durch die reifenförmig gespannten Sperrschneiden tonnenförmig vorgewölbt. Verg. 5.

Fig. 27. Aus einem sagittalen Längsschnitt durch die Hinterzehe von *Buteo vulgaris*. Plantare Oberfläche der Beugesehne *T* und anliegende Sehnenscheide *V* mit den umgelegten Sperrschneiden. *S*, längsfaseriges Sehnengewebe; *CB*, cirkuläre Faserbündel; *VZ*, vesiculöse Zellen; *H*, oberflächliche Höcker; *Sp*, Spalt zwischen denselben; *Z*, zellarmer Rand der Sperrschneide; *M*, Grenzmembran; *Ha*, dichte, zellreiche Lamellen, welche den Hals der aufgestellten Sperrschneide bilden; *L*, lockere Lamellen, welche sich zwischen den aufgestellten Sperrschneiden ausspannen; *B*, fibröse Außenwand der Sehnenscheide. Vergr. 100.

Fig. 28. Sieben entfaltete Sperrschneiden von der Sehnenscheide des Bussards im sagittalen Längsschnitt. 1%ige Osmiumsäure. Erklärung und Vergrößerung wie in voriger Figur.

Fig. 29. Eine Partie des plantaren, knorpelharten Überzuges einer Profundussehne vom Bussard von der Fläche. *S*, Grenzen der Territorien; *Z*, Zellen derselben durchscheinend; *T*, große, *t*, kleine Territorien. Vergr. 100.

Fig. 30. Zwei Höcker der plantaren Sehnenoberfläche vom Bussard im senkrechten Durchschnitt bei 500facher Vergrößerung. 1%ige Osmiumsäure. DELAFIELD's Hämatoxylin. Eosin. *A* und *B*, zellenlose, fibröse Kuppen; *M*, Grenzmembran derselben; *VZG*, geschlossene Gruppen vesiculöser Zellen; *KZ*, Zelle mit verdickter, stark färbbarer Kapsel; *T*, Mitose in einer vesiculösen Zelle; *DZ*, in Umwandlung begriffene Zellen; *KR*, fast aufgebrauchte Zellen.

Fig. 31. Aus einem sagittalen Längsschnitt durch die Hinterzehe der Taube. Plantare Oberfläche der Sehne *T* und das dazugehörige Stück der Sehnenscheide *V*; beiläufig aus der Mitte der basalen Phalanx; *Z*, zellenloser Rand der Sperrschneiden; *L*, lockerer, zelliger Theil derselben; *G*, Blutgefäße; *Sp*, Nische der Sperrschneiden im Querschnitt; *B*, faserige Wand der Sehnenscheide; *S*, Sehnen-

gewebe mit Zellreihen; *H*, gestielte knorpelartige Höcker; *H'*, ein solcher die Oberfläche überragend. Vergr. 100.

Fig. 32. Ein Stück der plantaren Oberfläche einer versilberten Profundussehne der Taube bei oberflächlicher Einstellung gezeichnet. Knorpelartige Höcker. *K*, durchschimmernde Zelle; *I*, rinnenförmige Eindrücke quer zur Sehnenachse; *An*, fadenförmiger Anhang eines Höckers. Vergr. 500.

Fig. 33. Oberflächenpartie derselben Sehne etwas weiter proximad. *S*, durch die Versilberung deutlich hervortretende interterritoriale Züge; *T*, große Zellterritorien; *K*, Kapseln. Vergr. 500.

Fig. 34. Oberflächenpartie noch weiter proximad. Übergang zum eigentlichen Endothel. *ZG*, Zellgruppen; *ZW*, Zwischensubstanz. Vergr. 500.

Fig. 35. Oberflächenbild von einer Stelle derselben Sehne, an der der höckerige Belag unterbrochen ist. *ZG*, Zellgruppen; *ZW*, breite Zwischensubstanzzüge; *An*, schwanzförmige Anhänge an der Außenfläche der Zellen; *d*, distad. Vergr. 500.

Fig. 36. An Fig. 34 sich anschließende, gewöhnliche Endothelzeichnung im proximalen Abschnitte der Sehne. Vergr. 500.

Fig. 37. Sagittaler Längsschnitt durch vier Höcker an der plantaren Oberfläche einer Profundussehne der Taube nahe dem distalen Ende. 1%ige Osmiumsäure. DELAFIELD's Hämatoxylin. Eosin. *M*, Oberflächenmembran der Höcker; *H*, faserige Substanz; *K*, Kapsel einer vesiculösen Zelle; *DZ*, atrophirende Zelle; *An*, fadenförmiger Anhang im Durchschnitt; *S*, fibrilläre Sehnensubstanz. Vergr. 500.

Fig. 38. Ein Stück von der plantaren Oberfläche der Sehnenanlage des tiefen Zehenbeugers eines Taubenembryos nahe dem Ausschlüpfen; sagittaler Längsschnitt, Mitte unter der dritten Phalanx der vierten Zehe. Pikrinsublimat. *S*, embryonales Sehnengewebe; *H*, frei emporragende Höckerzellen; *F*, flügelartige Fortsätze derselben; *M*, Mitose in einer basalen Zelle. Vergr. 500.

Fig. 39. Dasselbe Objekt; eine Partie der gegenüberliegenden Sehnenscheide. *W*, zellige Wandung derselben; *K*, fibrilläre Kuppen, Anlagen der Sperrschneiden; *BZ*, basale, *SZ*, seitliche Zellen derselben.

Fig. 40. Aus einem sagittalen Längsschnitt durch die vierte Zehe eines großen Brachvogels (*Numenius arquatus*). Plantare Oberfläche der Sehne *T* und das zugehörige Stück der Sehnenscheide *V* unter der vorletzten Phalanx. *Z*, wulstförmige Sperrschneiden; *c*, cirkuläre Faserbündel in derselben; *An*, zottige Anhänge zwischen denselben; *G*, ein stärkeres Arterienästchen; *Pi*, Pigment; *H*, aufgefaserte Höcker; *Sp*, Spalten zwischen denselben; *VZ*, vesiculöse Zellen; *S*, fibrilläres Sehnengewebe. Vergr. 100.

Fig. 41. Ein Stück der isolirten Sehnenscheide unter der vorletzten Phalanx der dritten Zehe von *Numenius*. Innenansicht. *cB*, cirkuläre Bündel der »Sperrschneiden«; *Sp*, Spalten zwischen denselben; *An*, aus denselben hervorragende Anhänge. Bei *a* Bündelaustausch. Vergr. 100.

Fig. 42. Sagittaler Längsschnitt durch die Sehnenscheide der Hinterzehe vom Huhn. *F*, fibröse Wand; *L*, lockeres Gewebe an der Außenfläche; *Sp*, Spalten, welche die zellarmen Erhebungen *Z* begrenzen. Vergr. 100.

Fig. 43. Eine Partie vom plantaren Sehnenbelag der Hinterzehe vom Auerhahn am sagittalen Längsschnitt. *S*, Sehnengewebe; *VZ*, vesiculöse Zellen; *H*, Höcker; *An*, fadenförmige Anhänge derselben. Vergr. 100.

Fig. 44. Kontourskizze der isolirten Sehnenscheide unter der vorletzten

Phalanx der vierten Zehe einer Ente; Innenansicht. Bei *a* Verschmelzung von Sperrschneiden; *An*, zottenförmige Anhänge; *P*, Proximad. Vergr. 27.

Fig. 45. Aus einem sagittalen Längsschnitt von Sehne und Sehnenscheide der Hinterzehe einer Ente. Proximaler Theil. *PO*, plantare Oberfläche der Sehne *T*; *R*, Hohlraum der Sehnenscheide *V*; *SB*, cirkuläre Faserbündel, Rest der Sperrschneiden; *B*, fibröse Wand der Sehnenscheide; *F*, Fettzellen. Vergr. 100.

Fig. 46. Ein Knorpelhöcker von der plantaren Oberfläche der tiefen Beugesehne der dritten Zehe von *Xenorhynchus asiaticus*. MÜLLER's Flüssigkeit-Formol. Durch Abschaben isolirt, ungefärbt. *R*, faserige Oberflächenrinde; *K*, Knorpelkern. Vergr. 100.

Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Herzens der Salpen und der Ciona intestinalis.

Von

Paul Heine

(Hannover).

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Rostock.)

Mit Tafel XXIX—XXXI und 1 Figur im Text.

Die Tunicaten nehmen dadurch, dass das Blut nach einer bestimmten Zahl von Herzpulsationen abwechselnd in entgegengesetzten Richtungen strömt, eine besondere Stellung im Thierreiche ein. Indessen ist der feinere Bau des Organs, das diesen eigenthümlichen Kreislauf regulirt, noch nicht hinreichend bekannt; eben so entziehen sich die genaueren Vorgänge bei der Entwicklung des Salpenherzens noch unserer Kenntnis.

Die vorliegende Arbeit sucht diese Lücken auszufüllen. Das zu den Untersuchungen erforderliche Material wurde mir von dem Direktor des zoologischen Institutes der Universität Rostock, Herrn Professor Dr. SEELIGER, in dankenswerther Weise zur Verfügung gestellt. Es bestand außer mehreren *Ciona*-Exemplaren und zahlreichen Embryonen der *Salpa democratica* aus Solitär- und Kettenformen der *Salpa democratica*, *africana*, *fusiformis* und *bicaudata*.

Die Thierchen waren mit Ausnahme einiger Cionen, die in Formol aufbewahrt waren, nach Vorbehandlung mit Osmiumsäure, Chromsäure oder Sublimat in Alkohol konservirt.

Bei der Benennung der verschiedenen Herzregionen habe ich die SCHULTZE'schen Bezeichnungen[1] beibehalten. Danach bezeichne ich den dem Kiemendarme zugekehrten Herztheil der Salpen als hypobranchiales Herzende, das mit dem hypobranchialen Gefäßstamme in Verbindung tritt; den gegenüberliegenden Herztheil nennt SCHULTZE

[1] Untersuchungen über den Herzschlag der Salpen. L. S. SCHULTZE, Jen. Zeitschr. für Naturwissenschaft. Bd. XXXV. N. F. Bd. XXVIII. p. 224.

viscerales Herzende, das mit dem visceralen Gefäßstamme zusammentritt. Bei den Ascidien sind die Benennungen die gleichen; da bei ihnen die Lageverhältnisse des Herzens andere sein können wie bei den Salpen, richtet sich die Bezeichnung nur nach der Vereinigung mit dem hypobranchialen oder dem visceralen Gefäßstamme.

I. Anatomisch-histologischer Theil.

A. Die Anatomie und Histologie des Salpenherzens.

Nach LEUCKART[1] ist das Herz der Salpen ein kurzer, aber ziemlich weiter und gestreckter Cylinder, der von einem zarthäutigen Pericardium umgeben ist. Das Herz liegt nicht frei und lose im Inneren des Pericardialsackes, sondern ist mit seiner etwas kürzeren Rückenwand der ganzen Länge nach an demselben befestigt. Die Ränder im Umkreise der klappenlosen Öffnungen stehen gleichfalls mit den Enden des Pericardialsackes in festem Zusammenhange. LEUCKART weist hierbei auf die Angaben HUXLEY's[2] hin, nach dessen Beobachtungen das Herz keinen geschlossenen Cylinder, sondern ein rinnenförmig zusammengebogenes Blatt darstellt, dessen Seitenränder mit dem Pericard zusammenhängen. Die Muskelsubstanz des Herzens besteht nach LEUCKART aus einer einfachen Schicht von Muskelbündeln, die ringförmig, der Quere nach, verlaufen. Sie stellen quergestreifte platte Bänder dar, die sich an manchen Stellen in Fibrillen auflösen. Durch den Besitz eines Kernes zeigen die Muskelbündel an, dass sie nach Art der sogenannten Faserzellen aus der Metamorphose einer einzigen Zelle hervorgegangen sind.

Nach C. VOGT[3] hat das Salpenherz die Gestalt eines Schlauches, dessen Rückenwand auf eine kurze Strecke mit dem Pericard verbunden ist. Letzteres soll eine Bildung des »inneren Mantels« sein, die das Herz als solide Kapsel umhüllt und an zwei Stellen geöffnet ist, um sich hier an den Enden des Herzschlauches zu befestigen.

TODARO[4] hat das Salpenherz als kurzes spindelförmiges Rohr beschrieben, das zwischen dem Kiemendarme und ventraler Körper-

[1] RUDOLF LEUCKART, Zoologische Untersuchungen. II. Heft. Salpen und Verwandte. Gießen 1854. p. 41.

[2] HUXLEY, Ann. of nat. hist. 1852. Vol. X.

[3] C. VOGT, Recherches sur les animaux inférieurs de la Méditerrannée. Deuxième Partie. Tuniciers nageants de la mer de Nice. Extrait des Tomes I et II des mémoires de l'institut Genévois. (1854.)

[4] FRANCESCO TODARO, Sopra lo sviluppo e l'anatomia delle Salpe. Roma 1875. p. 754.

wand seine Lage hat und von einem Pericard umgeben wird; in der Pericardialhöhle kann es sich bis auf eine beschränkte Stelle an der dorsalen Seite frei bewegen. An dieser Stelle geht das Herz in die Pericardialwand über. An die beiden Öffnungen der Herzhöhle setzen sich zwei große Blutsinus ohne eigene Wandung an.

Die die Herzwand bildenden Zellen sollen eine homogene Substanz absondern, die die Innenfläche der Herzhöhle bekleidet und sich in quergestreifte Muskelzellen umwandelt. Die Herzwand des erwachsenen Thieres soll aus zwei Schichten gebildet werden, einer äußeren, die aus einer einfachen Lage gestreifter, langer und spindelförmiger Muskelzellen besteht und einer inneren homogenen und transparenten Schicht. Letztere hat TODARO als einfachen Kontour an der inneren Herzwandseite gezeichnet.

Als »rete tendinea« beschreibt TODARO ein Netz von zarten Sehnenfäden innerhalb der Herzhöhle. Diese hat er homogen und glänzend gefunden und als Fasern elastischer Natur beschrieben.

COSTA[1] wollte im Salpenherzen eine spiralförmige Klappe gefunden haben, ein Irrthum, den TODARO durch den Nachweis der »rete tendinea« aufzuklären meinte. Die die »rete tendinea« zusammensetzenden Fäden sollen von einem der Herzwand anliegenden Wulst ihren Ausgang nehmen. Zwischen den Fäden hat der Autor zahlreiche eiförmige Zellen von verschiedener Größe, zwei und mehr Kerne enthaltend, eingezeichnet.

Die Resultate der Untersuchungen HELLER's aus den Jahren 1874 und 1875, HERRMANN's (1882) und ROULE's (1884) über den Bau des Tunicatenherzens sind in der bei der Beschreibung des Herzens der *Ciona intestinalis* gegebenen Litteraturübersicht wiedergegeben.

VAN BENEDEN und JULIN[2] vergleichen das Tunicatenherz mit einer dorsalwärts offenen Rinne, deren Lippen sich seitlich mit dem Pericard vereinen.

Die Struktur des Herzens haben die Verfasser an der isolirten und ausgebreiteten Herzwand nach Färbung mit Boraxkarmin, Pikrokarmin oder Hämatoxylin, sowie an Längs- und Querschnitten durch das Myocard untersucht. Sie haben bei der *Clavelina* gefunden, dass die Herzwand aus einer Schicht einzelliger Fasern besteht, die

---

[1] O. G. COSTA, Atti dell' Acad. di Napoli. Vol. V. p. 193.

[2] VAN BENEDEN et JULIN, Recherches sur la Morphologie des Tuniciers. Archive de Biologie. Tome VI. 1886.

nicht alle gleiche Form aufweisen. Einige sind spindelförmig, andere gehen an einem Ende in eine Spitze aus und weichen an der entgegengesetzten Seite gabelförmig aus einander, noch andere sind an beiden Enden gegabelt oder an einem Ende in drei Spitzen ausgezogen.

Die Verfasser haben in diesen meistens einkernigen Fasern, die sie als Fibrillenbündel bezeichnen, Transversal- und Längsstreifung beobachten können. Erstere trat am deutlichsten hervor. Die Grenzen der Herzmuskelzellen haben VAN BENEDEN und JULIN nicht gesehen. Sie haben aber festgestellt, dass die Zellkerne stets der Fibrillenschicht aufgelagert sind, dass die Fibrillen nur in einer Schicht auftreten und in unmittelbarem Kontakte mit der Herzhöhle stehen.

Fig. 2, Planche X ihrer Abhandlung ist ein Flächenpräparat der Herzwand. Die Forscher haben hier in den Fibrillenbündeln Querstreifen eingezeichnet, die zu einander nahezu parallel verlaufen und aus regelmäßig gelegenen Einzelkörperchen bestehen, die durch zarte Fädchen auch in der Längsrichtung der Bündel verbunden sind.

Auch bei der *Corella* haben die Autoren die Fibrillen und die Zellkerne beobachtet. Auf der der Beschreibung beigegebenen Figur (Planche X, Fig. 4 *A*, *B*) sieht man zahlreiche, einander nahezu parallel, aber wellig verlaufende Fibrillen, die sich durch mehrere Zellen hindurch erstrecken und denen daher zahlreiche Kerne aufgelagert sind. Die Fibrillen sind als Fäden gezeichnet, die in gleichmäßigen Abständen quergestreift sind. Die einfach und doppelt brechenden Scheiben der benachbarten Fibrillen liegen in gleichen Höhen neben einander.

Die Herzwand der *Salpa pinnata* zeigt Fig. 5 *A* derselben Tafel im Flächenpräparat. Hier sind die Grenzen der »Fibrillenbündel« scharf markirt. Die Bündel sind sehr lang, spindelförmig und verlaufen sämmtlich in derselben Richtung. Jedes Bündel enthält mehrere ovale Kerne; die Querstreifung ist sehr deutlich durch in transversalen Reihen stehende Einzelkörperchen eingezeichnet.

Schnitte durch die Herzwand haben bei allen von den Verfassern untersuchten Formen dieselben Bilder ergeben. Die Herzwand ist auf den Schnitten in einen sarcoplasmatischen und einen fibrillären Theil gesondert. Die Fibrillen sind an der endocardialen Seite der Herzmuskelzellen als in einer Reihe eingelagerte Einzelkörperchen gezeichnet.

VAN BENEDEN und JULIN folgern aus ihren Untersuchungen, dass die Herzwand der Tunicaten von einer einfachen Schicht ab-

geplatteter epithelialer Zellen gebildet wird, die ein typisches Beispiel für Epithelmuskelzellen bieten. Sie theilen die Herzwand in zwei Schichten, in das muskulöse Myocard und das zellige Ektocard. Sie heben hervor, dass sie bei den von ihnen untersuchten Formen ein Endocard (Endothel innerhalb der Herzhöhle) nicht gefunden haben. In Folge dessen ist nach ihnen das Herz der Tunicaten mit dem der Vertebraten nicht zu homologisiren.

LAHILLE[1] hat das Herz der *Pegea confoederata* (*Salpa bicaudata*) in der Längsrichtung des Körpers, aber ein wenig rechts von der Ventralfurche gelegen, angetroffen. Das Herz soll sich vom hinteren Endostylende bis zum vorderen Magentheile erstrecken. Auf Transversalschnitten hat LAHILLE die Herzform als die einer dorsal invaginirten Blase erkannt. Durch die Invagination wird die kontraktile Herzwand gebildet. In allen Fällen soll die Herzhöhle durch ein unbestreitbares Endothel geschlossen werden. Durch den Nachweis dieses Endothels will der Verfasser die Auffassung VAN BENEDEN's und JULIN's, die eine Homologie des Herzens der Vertebraten und der Tunicaten bei dem Mangel eines Herzendothels nicht anerkennen, widerlegt haben.

Die Zellen dieses Endothels sollen nach LAHILLE dieselben sein, die VAN BENEDEN und JULIN in ihrer Morphologie des Tuniciers als Pericardialzellen der *Salpa pinnata* zweifellos irrthümlich beschrieben haben. In der LAHILLE'schen Abbildung haben die Zellen meist Spindelform, einige auch Sternform. Die Zellen liegen aber nicht in epithelialer Anordnung ohne Zwischensubstanz an einander, sondern sind durch größere Lückenräume von einander getrennt.

Das Pericard besteht immer aus polygonalen Zellen, deren Wände LAHILLE transparent und verdickt gesehen hat; auch hat er häufig in den Zellen zwei Kerne oder karyokinetische Figuren gesehen.

Die Herzwand soll aus einer Schicht von Epithelmuskelzellen bestehen, die spindelförmige Gestalt haben, sehr lang und sehr schmal sind. Jede Zelle enthält einen runden Kern mit Kernkörperchen. Die kontraktile Substanz trifft man nur auf der inneren Zellseite, die in unmittelbarem Kontakte mit dem Herzblute sich befindet. Die äußere Seite der Zellen, die der Pericardialhöhle zugekehrt ist, ist immer frei von Fibrillen. Niemals vereinen sich die Fibrillen einer Zelle

---

[1] FERNAND LAHILLE, Contributions à l'étude anatomique et taxonomique des Tuniciers. Toulouse 1890. p. 33.

mit denen einer benachbarten. Auch LAHILLE hat die Längsstreifung viel weniger deutlich wie die Transversalstreifung angetroffen.

Die immer in Thätigkeit befindlichen Muskeln, die wie die des Herzens auf einen rapiden Stoffwechsel angewiesen sind, bedürfen zu diesem Zwecke einer großen Menge von Protoplasma. Desshalb nimmt die kontraktile Substanz auch nur eine schmale Schicht auf der inneren Seite der Herzmuskelzellen ein.

Eine neuere Arbeit, die die Physiologie des Salpenherzens in erschöpfender Weise abhandelt, aber auch den anatomisch-histologischen Herzbau nicht außer Acht lässt, ist die im Vorjahre erschienene Schrift über den Herzschlag der Salpen von L. S. SCHULTZE [1].

SCHULTZE beschreibt das Herz der Salpen als kurzen, weiten, bogenförmig gekrümmten Beutel, der seine Konvexität nach rechts kehrt und auf der rechten Seite der Bauchfläche des Körpers gelegen ist. Bei der *Salpa africana* soll das Herz den Raum zwischen dem Vorderende des Eingeweideknäuels und dem Hinterende der Hypobranchialrinne einnehmen. Den anatomischen Bau des Herzens soll die Textfigur 1 der SCHULTZE'schen Arbeit erläutern, die in schematischer Weise einen Herzquerschnitt darstellt. Die muskulöse Herzwand soll sich dorsal direkt in das epitheliale Pericard umschlagen, ohne dass sich die Umschlagsränder selbst berühren. Der so entstehende Längsspalt des Herzens, der also zwischen diesen beiden Umschlagsrändern gelegen ist, soll durch eine Herzraphe verschlossen werden, »die zum Epicard gehört«.

SCHULTZE erblickt in dem Sarcoplasmareichthum der Muskelzellen eine Stütze der Anschauung RANVIER'S, dass das Sarcoplasma eine hervorragende Rolle im Stoffwechsel der kontraktilen Elemente spielt. In jeder Muskelzellgruppe liegen mehrere große helle Kerne mit deutlichem Kernkörperchen. Die kontraktilen Fibrillen sind quergestreift und laufen einseitig, an der endocardialen Seite des Sarcoplasmas entlang.

In Bezug auf das Pericard stimmen die Befunde des Verfassers mit denen LAHILLE'S überein.

Was das Vorhandensein eines Endocards anbelangt, so kommt SCHULTZE auch auf LAHILLE'S Angabe zurück, der ein Herzendothel bei der *Salpa pinnata* nachgewiesen hat. Hat aber LAHILLE ein solches Endothel nach innen von der Herzmuskelschicht wirklich beobachtet, dann setzt er sich, wie auch SCHULTZE hervorhebt, in

[1] l. c.

Widerspruch mit seinen späteren Angaben, dass die Fibrillen des Herzmuskels in Kontakt mit dem Herzblute stehen.

SCHULTZE hat beide Generationen der *Cyclosalpa pinnata* und der *Salpa africana-maxima* untersucht. Er schreibt darüber:

»Den Abschluss der Herzhöhle bildet zu innerst ein Endocard, das nicht als Endothelium bezeichnet werden kann, da seine Zellen keinen endo- und epithelialen Charakter haben, sondern typisches Bindegewebe bilden. Der helle gekörnelte Protoplasmakörper der Endocardzellen zieht sich in mannigfach gestaltete Fortsätze aus, bald nehmen in Folge dessen die Zellen Spindel-, bald Sternform an, bald sind sie baumartig verästelt etc. In der centralen Plasmamasse liegt ein heller, farbloser Kern mit dunklerem, scharfem Nucleolus. Alle diese Zellen sind in eine durchsichtige, feste Zwischensubstanz eingebettet und lassen sich desshalb als zusammenhängende Lage mit Nadeln aus dem Herzen herauspräpariren. Diese dünne Haut kann sich bei der Konservirung leicht von der Muskulatur ablösen und in die Herzhöhle einsinken, das täuscht dann hier und da auf Schnitten ein direktes Angrenzen der Muskelzellen an die Herzhöhle vor. VAN BENEDEN und JULIN haben ein Endocard ebenfalls gesehen, aber, wie LAHILLE richtig vermuthet hat, irrthümlich für ein Pericard gehalten. Öffnet man aber ein Salpenherz, breitet es aus und betrachtet es von der Innenfläche, so tritt beim Senken des Tubus stets zuerst die beschriebene Bindegewebsschicht und erst bei weiterem Senken die Muskellage des Herzens zu Tage. Schnitte durch das Herz lassen an der Endocardnatur der Zelllage ebenfalls keinen Zweifel und zeigen zugleich, wie leicht ohne Kontrolle auf Flächenpräparaten das Bindegewebe mit einem Plattenepithel verwechselt werden kann, wie es thatsächlich geschehen ist.«

»Die Herzhöhle wird dadurch zuweilen beträchtlich eingeengt, dass von der gallertigen und faserigen Masse, in die das Herz eingebettet ist, ein Theil zwischen Endocard und Muskelwand sich eindrängt. Vielleicht soll diese eingewucherte Masse mit der ‚Rete tendinea', die TODARO am Embryo von *Cyclosalpa pinnata* beobachtet hat, in genetischem Zusammenhange stehen.« In der schon oben erwähnten schematischen Textfigur hat SCHULTZE das Endocard als eine die Herzhöhle ringsum auskleidende Membran in Form einer kreisförmigen Linie eingezeichnet.

Im Mai 1902 erschien eine Abhandlung HUNTER's [1] über den Bau

[1] HUNTER, The structure of the Heart of Molgula manhattensis (Verrill). Anat. Anzeiger. Bd. XXI. Nr. 9.

des Herzens der *Molgula manhattensis* (Verrill), auf die ich auch bei der Beschreibung des *Salpen*-Herzens Bezug nehmen muss. Nach HUNTER besteht das Herz der *Molgula* aus quergestreiften Muskelzellen, einem äußerst feinen Pflasterepithel und Nervenzellen. Die Muskeln verlaufen in der Längsachse des Herzens in spiraliger Anordnung. Die Muskelfasern, die je ein bis zwei ovoide Kerne enthalten, sind deutlich quergestreift. Die diese Querstreifung bewirkende anisotrope Substanz bildet Gruppen von je vier Scheiben (*discs*), die bei schwächerer Vergrößerung als einfaches breites Band die Fibrillen quer durchsetzen. Diese an der Innenseite des Herzmuskels liegenden Fibrillen sind vom Herzblute durch ein Endocard getrennt. In der der Abhandlung beigegebenen Textfigur sind nur die mehrere wandständige Chromosomen enthaltenden Kerne der Endocardzellen gezeichnet. Ein zur Charakteristik endothelialer Zellen gehörendes Zellprotoplasma tritt auf der Zeichnung nicht hervor. Auf die von HUNTER gesehenen Nervenzellen komme ich später zurück.

Nachdem ich so den wesentlichen Inhalt der wichtigsten Arbeiten über das *Salpen*-Herz vorangeschickt habe, werde ich die von mir untersuchten Formen einzeln besprechen und von dem Herzen der *Salpa africana*, das in seinem Bau die klarsten Verhältnisse zeigt, ausgehen.

1. Salpa africana.

Solitärthier. 5 cm langer Embryo.

Das Herz liegt, vom Pericard umgeben, als ca. 8 mm langer durchscheinender Beutel, der an den dem hypobranchialen und dem visceralen Herzende entsprechenden Seiten verjüngt erscheint, rechts ventral in der Leibeshöhle. Das hypobranchiale Herzende reicht bis zum Hinterende des Endostyls, der viscerale Herztheil bis an den Anfang des Magens. Der auf Fig. 29, Taf. XXX, wiedergegebene Querschnitt durch das vorderste Herzende zeigt die hypobranchiale Herzspitze etwa in der Mitte der rechten Hälfte des zwischen Kiemendarm und Ektoderm gelegenen ventralen Theiles der Leibeshöhle; das entgegengesetzte Herzende hat seine Lage im äußersten Theile der rechten ventralen Leibeshöhle. Die Herzrichtung verläuft demnach etwas schräg zur Längsachse des Körpers.

Wie der Herzquerschnitt auf Fig. 28, Taf. XXX, zeigt, liegt das Pericard (*pk*) dem Kiemendarme (*kd*) resp. dem Ektoderm (*ec*) ziemlich dicht an, von ihnen nur durch schmale Schichten zarten Mesenchyms getrennt. *pk* bezeichnet das Pericard, *hz* die Herzwand; beide

begrenzen die Pericardial- (*pkh*) resp. die Herzhöhle (*hzh*). Bei *hzr* schlägt sich die Herzwand in das Pericard um; die beiden Umschlagsränder berühren sich nicht. Der zwischen ihnen entstandene Spalt wird durch eine zarte Membran (*hzr*) verschlossen. Das von SCHULTZE in seiner bereits citirten Textfigur kreisförmig eingezeichnete Endocard wird man auf meiner Abbildung Fig. 28 vergeblich suchen. Dagegen erblickt man an der der Herzhöhle zugekehrten Seite des Herzmuskels eine zarte Membran (*hzen*), die aber nie die ganze Herzhöhle auskleidet, sondern die Herzwand nur auf etwa der Hälfte ihrer Ausdehnung begleitet. Diese Membran liegt stets dem Theile der Herzwand, der dem Kiemendarme am nächsten ist, an. Sie beginnt immer in nächster Nähe der den Herzspalt schließenden Raphe, ohne mit dieser im Zusammenhange zu stehen.

Das Myocard.

Der Bau der Herzwand wurde an Flächenpräparaten, Quer- und Längsschnitten untersucht.

Zur Anfertigung der Flächenpräparate wurde das Herz der Länge nach geöffnet, vom Herzbeutel abgetrennt und nach intensiver Färbung mit Hämatoxylin ausgebreitet. In Fig. 30, Taf. XXX, ist eine Zellgruppe der Herzwand gezeichnet. Letztere besteht aus einer einfachen Schicht solcher spindelförmiger Zellgruppen (Fibrillenbündel), deren Längsachse parallel zur Querachse des Herzens steht. Sie verlaufen zu einander nahezu parallel, jede enthält ein bis zwei große ovale Kerne mit deutlichem Nucleolus. Liegt das Myocard mit der pericardialen Seite nach oben, dann erblickt man beim Senken des Tubus zuerst das Sarcoplasma und die Kerne, bei weiterem Senken die vom Sarcoplasma ausgeschiedenen Fibrillen. Diese trifft man an der der Herzhöhle zugewandten Seite der Herzwandzellgruppen als in deren Längenrichtung parallel zu einander verlaufende Fasern an, die quergestreift sind. Die Fibrillen benachbarter Zellgruppen stehen mit einander nicht in Zusammenhang. Die Querstreifung wird durch regelmäßige Einlagerung dunkler Querscheiben bewirkt, die mit hellen Querscheiben in gleichen Schichten abwechseln. Die dunklen Querscheiben bilden mit denen der übrigen Fibrillen derselben Zellgruppe regelmäßige Querreihen. Diese sind es, die man bei schwächeren Vergrößerungssystemen zuerst erblickt. Desshalb haben auch VAN BENEDEN und LAHILLE die transversale Streifung der Herzmuskelzellen am deutlichsten gesehen.

Mit Rücksicht auf die Ähnlichkeit der Fibrillen des *Salpen*-

Herzens mit der bei anderen Thiertypen beobachteten Muskulatur, werde ich die dunklen Querscheiben in den Fibrillen als anisotrope, die hellen Querscheiben als isotrope Substanz bezeichnen. Erstere würde bei der Untersuchung im polarisirten Lichte das Licht doppelt brechen, letztere einfach. Fig. 31, Taf. XXX, ist ein Querschnitt durch die Herzwand. Man sieht hier, wie die Sarcoplasmaschicht scharf von den Fibrillen getrennt ist. Eben so zeigt der Querschnitt, dass die Fibrillenschicht an der endocardialen Seite der Herzwand und das Sarcoplasma an der pericardialen Seite ihre Lage haben.

Die Grenzen der spindelförmigen Zellgruppen sind an Querschnitten häufig nachzuweisen.

Fig. 35, Taf. XXXI, zeigt ein Stück der Herzwand im Längsschnitte. Hier sind die Grenzen der Fibrillenbündel deutlicher wie an dem vorerwähnten Schnitte zu erkennen. Während an diesem, da die Zellgruppen der Länge nach durchschnitten sind, die Zellgrenzen verhältnismäßig weit von einander entfernt erscheinen, sieht man sie auf Längsschnitten durch die Herzwand dicht neben einander, weil die einzelnen Elemente quer getroffen sind.

Auf den Flächenpräparaten der Herzwand fällt auf, dass die anisotrope Substanz nicht in Form homogener Einlagerungen auftritt. In Fig. 30, Taf. XXX, kann man erkennen, dass die doppelt lichtbrechende Querschicht in der Längsrichtung der Fibrillen getheilt ist. Jede Fibrille erscheint demnach, da diese Theilungen sich auch in den anderen anisotropen Querscheiben regelmäßig wiederholen, in der Totalansicht aus zwei Längsreihen zusammengesetzt.

Einen ähnlichen Bau hat G. Retzius[1] bei den Fibrillen im Schwanzanhange der Appendicularien beschrieben.

»Jede Lamelle zeigt sich bei mikroskopischer Untersuchung als aus einer Lage schmaler, paralleler, ziemlich dicht neben einander liegender, in der Längsrichtung des Schwanzanhanges angeordneter Fäserchen bestehend. Jedes dieser Fäserchen stellt ein feines quergestreiftes Band dar, welches als eine Kette an einander gereihter Körperchen erscheint. Diese Körperchen, welche nach der Behandlung mit Chromosmiumessigsäure, Rosanilin und Kaliacetat sich stark roth färben, sind offenbar mit den Querscheiben der Anneliden zu vergleichen. In der Mitte bieten sie eine helle, quere Linie dar, welche der Henle'schen Mittelscheibe zu entsprechen scheint. In der Längenrichtung sind die Körperchen ebenfalls durch eine helle

[1] Gustaf Retzius, Biologische Untersuchungen. Neue Folge. 1890. p. 81, 82.

Linie getheilt, was vielleicht von einer Zusammensetzung aus neben einander liegenden Fibrillen herrührt. Das ganze Körperchen, welches also ein helles Kreuz trägt, ist an den Enden etwas abgerundet. Zwischen den Körperchen bemerkt man eine helle, sich nur schwach färbende Substanz, welche dieselben zu einer Kette verbindet. In dieser Substanz suchte ich vergebens nach einer Spur von Zwischenscheiben. ‚Nebenscheiben' sind in keinerlei Weise vorhanden. Dass nun in diesen quergestreiften Fäserchen die kontraktile Substanz vorliegt, ist offenbar, obwohl sie recht große Verschiedenheiten von der gewöhnlichen quergestreiften Muskelsubstanz darbietet.«

Diese quergestreiften Muskelfäserchen sind nach SEELIGER[1] Doppelblätter. Jedes Doppelblatt »besteht aus zwei dicht mit einander verklebten Einzelblättern oder Lamellen, die sich gelegentlich, namentlich am äußeren Ende, von einander ablösen. Bei der Betrachtung des Muskels von der Fläche aus erscheint die Verwachsungsstelle der beiden Einzelblätter als eine helle Längslinie, die bereits RETZIUS bemerkt hat und die ihm Veranlassung war, eine Zusammensetzung jeder Faser aus zwei neben einander liegenden Muskelfibrillen zu vermuthen. Jede Lamelle setzt sich aus einer Schicht stark färbbarer Einzelkörperchen zusammen, die in regelmäßigen Längs- und Querreihen angeordnet sind, also gewissermaßen aus parallel und regelmäßig verlaufenden, quergestreiften Längsfibrillen. Da, wo die Lamellen nur sehr schmal sind, besteht jede Querreihe aus sehr wenigen, vielleicht nur zwei Elementen, bei den großen Oikopleuren dagegen aus zahlreichen«.

Die Herzmuskelfibrillen der Salpen haben mit denen des Appendicularienschwanzes eine große Ähnlichkeit. Denn auch bei den Salpen kann man, wie ich schon oben hervorgehoben habe, in jeder Fibrille in der dunklen Querscheibe eine helle Längslinie nachweisen, die sich in den übrigen Querscheiben derselben Fibrille wiederholt. Dass die Längslinie der Ausdruck einer Spaltung der Fibrille in zwei Lamellen ist, kann ich bei der Beschreibung des *Ciona*-Herzens, bei dem ich das Auseinanderweichen einer Doppellamelle verschiedentlich feststellen konnte, beweisen.

Eine schematische Zeichnung (Fig. 37, Taf. XXXI), die allerdings nach den Fibrillen des *Ciona*-Herzens entworfen wurde, mag auch zur Erläuterung des Baues der Salpenfibrillen dienen. Die Figur stellt ein auf einer Schmalseite stehendes längliches Kästchen dar,

---

[1] OSWALD SEELIGER, BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. II. Bd. Supplement. 1893. p. 121.

von dem drei Seiten sichtbar sind. Die mit *a* bezeichnete Vorderseite entspricht dem Flächenbilde der Fibrillen, Seite *b* dem Bilde, das man bei einem Längsschnitte durch das Salpenherz erhalten würde, Seite *c* einem Querschnitte.

Seite *a* zeigt zwei durch eine helle Längslinie geschiedene Fibrillen, deren Zusammensetzung aus je zwei Lamellen ohne Weiteres hervortritt. Die Lamellen sind ebenfalls durch eine helle Längslinie getrennt. In jeder Lamelle wechseln schwach gefärbte Kästchen, der isotropen Substanz entsprechend, mit dunklen Kästchen, der anisotropen Einlagerung, ab. Die Längslinie, die die beiden Lamellen einer Fibrille trennt, entspricht der hellen Längslinie in den dunklen Querscheiben der Fibrillen im mikroskopischen Gesichtsfelde.

Auf der Seite *b* des Schemas, die einem Längsschnitte durch die Herzwand, also einem Querschnitte durch die Fibrillen gleichen soll, kann man diese die beiden Lamellen trennende Längslinie auch verfolgen. Die beiden Lamellen müssen demnach wie zwei Blätter auf einander liegen. Auf dem Schema sieht man ferner, dass die anisotrope Substanz sich nicht in Form eines homogenen Stäbchens in das Innere der Zelle fortsetzt, sondern als eine Reihe lichtbrechender Einzelkörperchen, die sowohl auf Querschnitten als auf Längsschnitten durch die Herzmuskelzellen hervortreten müssen.

Vergleichen wir dieses Schema mit den Bildern, die man im mikroskopischen Gesichtsfelde thatsächlich wahrnimmt, dann würde Fig. 35, Taf. XXXI, ein Längsschnitt durch die Herzwand oder Querschnitt durch die Muskelzellen, der Seite *b* des Schemas gleichen müssen. Die helle Längslinie, die die anisotropen Einlagerungen im Flächenpräparate aufweisen und die auch auf Seite *b* des Schemas kenntlich sind, tritt auf dem Fibrillenquerschnitte Fig. 35 nicht hervor. Ich habe sie aber bei der *Salpa africana* verschiedentlich, bei der *Ciona* häufig gesehen. Die in dieser Figur eingezeichneten Fibrillen entsprechen daher Doppellamellen; die hellen Querlinien zeigen an, dass sie aus mehreren Einzelkörperchen zusammengesetzt sind. Die Fibrillen enthalten auf Zellquerschnitten diese Einzelkörperchen nicht immer in derselben Zahl, auch stehen sie nicht immer parallel und in gerader Linie, eine Erscheinung, die auf den verschiedenen Kontraktionszustand zurückgeführt werden muss.

Fig. 31, Taf. XXX, zeigt die Herzwand im Querschnitte, die Fibrillenbündel also im Längsschnitte. Man sieht auch hier die durch dunkle Einzelkörperchen bewirkte reihenförmige Verlängerung der

anisotropen Substanz. Auf dem Fibrillenlängsschnitte bilden diese Einzelkörperchen parallele, mehr oder weniger gerade Querreihen, die in der Längsrichtung der Zellen durch zarte Linien verbunden sind. Bei der *Salpa africana* setzt sich die doppelt lichtbrechende Substanz auf Quer- und Längsschnitten aus drei Einzelkörperchen zusammen. Da diese, wie ich eben betonte, auch in der Längsrichtung verbunden sind, ist anzunehmen, dass eine Lamelle aus drei Längsreihen von Einzelkörperchen besteht, die neben einander liegen und durch dieselbe Kittsubstanz zusammengehalten werden, die die beiden Lamellen einer Fibrille vereint.

Zweifellos sind die einzelnen Fibrillendoppellamellen durch Sarcoplasma von einander getrennt. Denn auf Fibrillenquerschnitten (Fig. 35, Taf. XXXI) kann man stets erkennen, wie das Protoplasma sich zwischen die Fibrillen erstreckt.

Auf Fibrillenlängsschnitten (Fig. 31, Taf. XXX) ist dagegen immer das Sarcoplasma scharf vom fibrillären Theile getrennt, ein Zeichen, dass die Lamellen nur aus isotroper, anisotroper und Kittsubstanz bestehen.

Sieht man von dem morphologischen Unterschiede der epithelialen Muskelzelle der Salpen und des Muskelprimitivbündels eines Vertebraten ab, dann kann man nicht umhin, eine große Ähnlichkeit in der kontraktilen Substanz beider Muskelformen zu erblicken. Denn auch bei den Wirbelthiermuskeln[1] besteht die kontraktile Substanz aus sehr feinen längslaufenden Fasern (Fibrillen), die wiederum aus Querscheiben zusammengesetzt sind. Diese Querscheiben zerfallen in mehrere Arten von verschiedener Dicke und Lichtbrechung, die regelmäßig über einander geschichtet sind, wie die »Elemente einer VOLTA'schen Säule«. »Indem nun in sämmtlichen Fibrillen einer und derselben Muskelfaser Querscheiben von demselben Aussehen und derselben Dicke immer auf derselben Höhe gelegen sind, kommen der Scheibenaufbau und die Querstreifung der ganzen Muskelfaser zu Stande.«

Bei den Salpen kommt in den Herzmuskelfibrillen nur eine Art von dunklen Querscheiben vor, die stets gleiche Dicke und gleiches Lichtbrechungsvermögen zeigen. Diese Querscheiben zeigen auch bei den Salpen das Bild einer Querstreifung der Muskelzellgruppen.

In Bezug auf die Bedeutung der verschiedenen Abschnitte der quergestreiften Muskelfibrillen ist es, wie BERGH hervorhebt, durch

[1] S. BERGH, Vorlesungen über die Zelle und die einfachen Gewebe des thierischen Körpers.

verschiedene Beobachtungen höchst wahrscheinlich geworden, »dass es die anisotropen Abtheilungen jedes Gliedes der Fibrillen sind, welche die eigentliche kontraktile Substanz enthalten, während die isotropen Abschnitte aus einer leicht verschiebbaren elastischen Masse bestehen«.

Die Herzmuskelzellen sind, wie auch VAN BENEDEN et JULIN und FERNAND LAHILLE hervorheben, typische Epithelmuskelzellen.

Das Pericard.

Der histologische Bau des Pericards wurde ebenfalls an mit Hämatoxylin gefärbten Flächenpräparaten untersucht. Es besteht aus einer Schicht polygonaler, häufig auch sechseckig gestalteter Zellen mit bläschenförmigem Kerne und Kernkörperchen (Fig. 34, Taf. XXXI). Die von VAN BENEDEN und JULIN gezeichneten Pericardzellen sind, wie LAHILLE und nach ihm SCHULTZE bemerkten, irrthümlich als solche angeführt. LAHILLE's Auffassung, dass die Pericardialzellen verdickte und transparente Wände haben (cf. l. c. p. 34, Textfigur 23, Zeichnung des Pericards der *Pegea confoederata*), ist darauf zurückzuführen, dass er die eigentlichen Zellgrenzen nicht gesehen und den peripheren Zelltheil, dessen hellere Färbung eine Folge der Kontraktion des Protoplasmas von den Zellwänden ist, als die Grenzen des pericardialen Epithels eingezeichnet und auch beschrieben hat.

Die Pericardzellen treten als Plattenepithel auch auf Schnitten hervor (Fig. 32 *pk*, Taf. XXXI).

BALLOWITZ[1] hat in der Wandung der Pharyngeal- und Kloakenhöhle sowie auch im Ektoderm der Salpen Zellkerne gesehen, die durch eine mehr oder weniger sichelförmige Gestalt sich auszeichneten und bisweilen durch Zusammenschluss der Sichelenden ringförmig waren, obgleich völlig geschlossene Ringkerne selten auftraten. Bei der *Salpa punctata* fand BALLOWITZ[2] äußerst selten kleine rundliche Kerne; häufiger waren etwas längliche oder gedrungene, mehr oder weniger noch gerade gestreckte Kerne, die an der nach der Zellmitte gekehrten Seite eine Delle zeigten. Die gewöhnliche Kernform war die längliche, in charakteristischer Weise sichelförmig gebogene, wobei die Konkavität der Sichel regelmäßig gegen das Centrum der

---

[1] E. BALLOWITZ, Über Ringkerne, ihre Entstehung und Vermehrung. Biol. Centralbl. Bd. XVIII. 1898. p. 286.

[2] E. BALLOWITZ, Zur Kenntnis der Zellsphäre. Eine Zellenstudie am Salpenepithel. Archiv für Anat. u. Entwicklungsgesch. Anat. Abth. 1898. p. 135.

Zelle sah. Bei den Embryonen der *Salpa punctata* waren die Epithelelemente noch sehr klein und mit einem großen, rundlichen Kerne ausgestattet, an dem eine Delle häufig zu konstatiren war. Bisweilen war der Kern auch schon charakteristisch nierenförmig geworden.

Denselben Zellenbau wie bei der *Salpa punctata* fand BALLOWITZ bei der Kettenform der *Salpa africana*, der *Cyclosalpa pinnata* und bei der Solitärform der *Salpa fusiformis*. Bei der *Salpa democratica* waren die Kerne meist länglich oder rundlich.

GROBBEN[1] berichtet über das Vorkommen sichelförmiger Kerne in dem Ektoderm der Dololiden; auch im Pericard derselben Form hat GROBBEN solche Kerne beobachtet: »Die Wand des Pericardiums wird von einem Epithel gebildet, dessen Zellen sehr glatt sind. An dem Mittelfelde der kürzeren Dorsalseite dagegen sind die Zellen ansehnlich höher. Hier finden wir ein Pflasterepithel von polygonalen Zellen, welche ein wenig kuppelförmig gegen den Pericardraum vorragen. In dem zartkörnigen Protoplasma liegt ein kipfelförmig gebogener Kern.«

Sichelförmige Kerne habe ich im Pericard der Salpen nicht angetroffen. Das Vorkommen länglicher, beinahe wurstförmiger Kerne im Pericard der *Salpa africana* (Kettenform) ist dagegen nicht zu verkennen.

Die Herzraphe.

SCHULTZE[2] beschränkt sich auf die kurze Angabe, dass die Herzhöhle der Salpen durch eine Raphe verschlossen würde, die zum »Epicard« gehört.

Ein Epicard ist bisher nur bei den Ascidien bekannt geworden. Nachdem bei den Larven der *Clavelina*[3,4] die Pericardialblase vom Kiemendarme sich abgeschnürt hat, treten die beiden Röhren, durch die diese beiden Organe in Kommunikation standen, zur Bildung einer zweiten Blase, des Epicardiums, von Neuem zusammen. Dieses legt sich, wenn die Pericardialblase durch dorsale Einstülpung in die Pericardialhöhle und die künftige Herzhöhle sich gesondert hat, über den

---

[1] GROBBEN, Doliolum und sein Generationswechsel. Arbeiten aus dem zool. Institute der Universität Wien. 1882. Bd. IV. Heft 2. Cit. nach BALLOWITZ.

[2] l. c. p. 224.

[3] SEELIGER, Die Entwicklung der socialen Asidien. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaften. Bd. XVIII.

[4] VAN BENEDEN et JULIN, Morphologie des Tuniciers.

dorsalen Herzspalt in gleicher Weise, wie es nach SCHULTZE durch die zum Epicard gehörende Raphe bei den Salpen geschehen soll.

Die Existenz einer epicardialen Bildung habe ich bei den Salpen nicht wahrnehmen können. Ich nehme desshalb an, dass SCHULTZE die Verhältnisse der Ascidien ohne weitere Prüfung auf die Salpen übertragen hat.

Auch die Pyrosomen besitzen ein eigentliches Epicard nicht[1]. Bei ihnen ist wie bei den Salpen nur ein Endostylfortsatz vorhanden, der zum Herzen keine innigen Beziehungen zeigt und das Entoderm der Knospen bildet. Bei den Pyrosomen ist das Herz ebenfalls die eingestülpte Wand einer primären Pericardialblase. Der die Umschlagsränder zwischen Myocard und Pericard trennende Spalt wird dorsal dadurch geschlossen, dass die Ränder dem Kiemendarme sich innig anlegen.

Fig. 32, Taf. XXXI, ist ein Querschnitt durch die Umschlagsränder zwischen Myocard und Pericard der *Salpa africana*. Der zwischen ihnen befindliche Spalt wird durch eine zarte Bindegewebsmembran (*hzr*) geschlossen. Bei der *Salpa africana* habe ich in dieser Membran zellige Elemente nicht gesehen. Sie entsteht zweifellos durch Differenzirung der in der primären Leibeshöhle vorkommenden zarten Mesenchymfasern.

Das Endocard.

Ich habe schon im Anfang bei der Beschreibung der Anatomie des Herzens der *Salpa africana* hervorgehoben, dass auf allen durch das Herz gelegten Querschnitten eine an der endocardialen Seite der der Athemhöhle zunächst gelegenen Herzwandhälfte verlaufende Membran sichtbar ist. Sie beginnt stets in der Nähe der Herzraphe, ohne mit ihr in Zusammenhang zu stehen und begleitet die Herzwand bis beinahe zur Hälfte ihrer Ausdehnung. Sie liegt dem Myocard nicht dicht an, sondern ist durch ein zartes, sehr fein gefasertes Gewebe von ihm getrennt.

Fig. 28, Taf. XXX, zeigt bei 18facher Vergrößerung den Verlauf dieser Membran (*hzen*) innerhalb der Herzhöhle. Fig. 31, Taf. XXX, ist ein Stück der Herzwand (*hz*) und der endocardialen Membran (*hzen*) im Querschnitte, bei Oc. II, Obj. VI SEIBERT, gezeichnet. Zwischen Myocard und Endocard ist das die beiden Membranen trennende

---

[1] O. SEELIGER, Zur Entwicklungsgeschichte der Pyrosomen. Jenaische Zeitschr. für Naturwissenschaft. Bd. XXIII. N. F. XVI. p. 41.

Fasernetz eingezeichnet. Eine Blutzelle liegt der Herzwand an, über sie zieht sich eine Faser des zarten Gewebes hinweg.

Derselbe Querschnitt giebt auch Aufschluss über die Histologie des Endocards. Man erkennt eine einfache Schicht spindelförmiger Zellen, deren Kerne nicht alle auf einem Schnitte getroffen sind.

SCHULTZE hat dieselbe Membran auf Flächenpräparaten untersucht. Ich kann ihm beipflichten, wenn er sagt, dass beim Untersuchen des geöffneten Herzens, das ausgebreitet mit der Innenfläche nach oben liegt, beim Senken des Tubus zuerst diese Membran und bei weiterem Senken die Muskellage des Herzens sichtbar wird, allerdings nur dann, wenn man die Herzseite eingestellt hat, an der das Endocard verläuft. Auch damit hat SCHULTZE recht, wenn er behauptet, dass die Membran mit Nadeln als zusammenhängende Lage von der Herzwand abpräparirt werden kann, was mir an konservirtem Materiale allerdings nur in Fragmenten gelungen ist.

Ich habe die Membran in toto zunächst bei intensiver Hämatoxylinfärbung untersucht. Dabei stellte sich heraus, dass sie aus zahlreichen nicht dicht neben einander liegenden Plasmamassen bestand, die sämmtlich mit einem großen, bläschenförmigen Kerne und stark gefärbten Nucleolus ausgestattet waren. Diese Plasmamassen erschienen in runder, zum Theil auch in Spindelgestalt, von ihnen gingen sehr zahlreiche, zart und reich verzweigte Fortsätze aus. Sie glichen denen, die SCHULTZE auf Fig. 5, Taf. IX, seiner Abhandlung als Bindegewebszellen gezeichnet hat, mit dem Unterschiede, dass die SCHULTZE'schen Zellen weniger Fortsätze aufwiesen und diese letzteren eine weniger reiche Verzweigung zeigten. Auch habe ich niemals eine so scharfe Kontourirung gesehen, wie sie SCHULTZE an seinen bindegewebigen Zellen gezeichnet hat.

Auch Fig. 6 *a*, Planche X der Morphologie des Tuniciers von VAN BENEDEN und JULIN zeigt ähnliche Zellen, wie sie SCHULTZE gezeichnet hat. Die Verfasser haben diese Zellen irrthümlich als zum Pericard gehörig bezeichnet. Auch LAHILLE's Zellen, die nach ihm zum Endothélium du cœur gehören, haben ähnlichen Bau. Trotzdem bezeichnet LAHILLE die Zellschicht als Herzendothel. Würden aber die Zellen ein Endothel bilden und nicht, wie SCHULTZE es behauptet, ein bindegewebiges Endocard, dann müssten auch die Grenzen der Endothelzellen nachzuweisen sein.

An dem mir zu Gebote stehenden Materiale war mit Rücksicht auf die Konservirung eine Behandlung mit Silbernitrat zum Sichtbarmachen etwaiger Zellgrenzen aussichtslos. Ich bediente mich desshalb

einer Färbung der zerzupften Herzwand mit wässriger Methylenblaulösung, einer Methode, die Herrn Professor SEELIGER zum Nachweis von Zellgrenzen verschiedentlich sehr gute Dienste geleistet hatte. Auch bei meinem Präparate versagte die Methode nicht; es gelang, zwischen den von mir beschriebenen Protoplasmamassen deutliche Zellgrenzen sichtbar zu machen.

Fig. 33, Taf. XXXI, ist nach einem mit Methylenblau gefärbten Flächenpräparate des Endocards gezeichnet. Man erkennt hier als zusammenhängendes Epithel deutlich sechseckige oder polygonale Zellen, in denen das Protoplasma stark kontrahirt, in netzförmiger Anordnung erscheint. Die Kontraktion erzeugt die spindelförmigen Zellfiguren, die SCHULTZE und LAHILLE gezeichnet haben, ohne die feineren Zellfortsätze und die Zellgrenzen wahrzunehmen.

Die in Rede stehende Membran stellt demnach ein echtes Endothel dar, das als solches LAHILLE bereits bezeichnet hat, ohne dass er in der Lage war, für seine Behauptung auch den erforderlichen Beweis zu erbringen. Die SCHULTZE'sche Auffassung, das Endocard in der Herzhöhle der Salpen sei ein typisches Bindegewebe, darf damit als widerlegt betrachtet werden. Dass HUNTER bei dem Herzen der *Molgula manhattensis* ein endotheliales Endocard beobachtet hat, geht aus der seiner Arbeit beigefügten Textfigur nicht hervor.

Das endotheliale Endocard hängt an den Gefäßostien mit der endothelialen Gefäßauskleidung zusammen; seine Entstehung wird dieselbe sein, wie sie SEELIGER beim Gefäßendothel beschrieben hat[1], das aus Mesenchymzellen gebildet wird. »Nur ein verhältnismäßig kleiner Theil (von Mesenchymzellen) vereinigt sich zur Bildung von Zellblättern, die stets endothelartig ein feines Plattenepithel darstellen. Derartige Plattenepithele entstehen gleichzeitig an mehreren Stellen und verbinden sich späterhin theilweise zu größeren, einheitlichen Zellflächen, weil ihrer Ausdehnung ganz bestimmte Bahnen vorgeschrieben sind, die das Aufeinanderstoßen und Verschmelzen herbeiführen müssen. Eine solche Bildung erfolgt einmal um den Darmtractus und theilweise um den Hodengang, dann an gewissen Stellen als innere Begrenzung des Cellulosemantels, als Auskleidung von Blutbahnen und einzelnen Sinus der Leibeshöhle.«

»Die Bildung des Endothels der Blutbahnen erfolgt in ganz ähnlicher Weise (wie das darmumschlingende Endothel), nur scheinen mir die Zellen, wo sie überhaupt vorhanden sind, noch feiner zu sein. Am besten lässt sich die Entstehung auf Querschnitten durch das

[1] OSWALD SEELIGER, Zur Entwicklungsgeschichte der Pyrosomen.

Kiemenband erkennen. Solche Bilder scheinen mir dann auch darauf hinzuweisen, dass die homogene Substanzschicht, welche zwischen dem Endothel und der äußeren Wand des Kiemenbandes gelegen ist, von den Endothelzellen ausgeschieden wurde, während dieselben sich aus rundlichen und sternförmigen Bindegewebszellen zu Elementen eines feinen Plattenepithels umwandelten.«

TODARO[1] (citirt nach SEELIGER) hat bei *Salpa Tilesii* und *Salpa bicaudata* ein zusammenhängendes Endothel der Blutbahnen erwähnt. Im Anschluss an diesen Befund schreibt SEELIGER weiter:

»Es scheint somit VAN BENEDEN's und JULIN's Vermuthung, dass den Tunicaten eine endotheliale Begrenzung der Blutbahnen fehle, nicht bestätigt, und es sollte mich gar nicht Wunder nehmen, wenn bei manchen großen, ganz ausgebildeten Formen auch innerhalb der Herzhöhle eine solche sich nachweisen ließe.«

Dieser Nachweis ist durch meine Untersuchungen erbracht.

Die weitere Angabe SCHULTZE's, dass sein vermeintliches bindegewebiges Endocard sich bei der Konservirung leicht von der Herzwand ablöst und in die Herzhöhle einsinkt, dass dann auf Schnitten die Muskelzellen direkt an die Herzhöhle grenzen, ist leicht richtig gestellt, wenn man erwägt, dass SCHULTZE den einseitigen Verlauf des endothelialen Endocards und die zarte Mesenchymschicht zwischen ihm und der Herzwand nicht richtig erkannt hat. Diese Mesenchymschicht führt er darauf zurück, dass ein Theil der gallertigen und faserigen Masse, in die das Herz eingebettet ist, sich zwischen Endocard und Myocard einschiebt.

VAN BENEDEN und JULIN stellen die Existenz eines Endothels in der Herzhöhle ganz in Abrede: »Il n'existe aucun trace d'endocarde (endothélium) chez les espèces étudiées par nous.« Die von TODARO beschriebene »rete tendinea« in der Herzhöhle kann nur mit dem endothelialen Endocard identisch sein.

VAN BENEDEN und JULIN sind der Ansicht, dass das Tunicatenherz bei dem Mangel eines Endocards mit dem Herzen der Vertebraten nicht zu homologisiren sei. Dieser Frage möchte ich an der Hand der Ausführungen GEGENBAUR's[2] und HERTWIG's[3] näher treten.

[1] F. TODARO, Sull' omologia della branchia delle Salpe con quella degli altri Tunicati. Rendiconti d. R. Acad. dei Lincei. Vol. IV. Fasc. 12. 2. Semest. 16. Dic. 1888. p. 439.

[2] CARL GEGENBAUR, Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere unter Berücksichtigung der Wirbellosen. II. Bd. Leipzig 1901.

[3] O. HERTWIG, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere. 1896.

Wie wir gesehen haben, stimmt der Bau des endothelialen Endocards mit dem der endothelialen Gefäßwand der Tunicaten überein, wie auch bei beiden die Entstehung aus amöboiden Blutzellen die gleiche ist.

Nach HERTWIG ist die Frage nach dem Ursprunge der Gefäßendothelien der Vertebraten eine der unklarsten auf dem Gebiete der vergleichenden Entwicklungsgeschichte. Nach ZIEGLER[1] sollen sich die Gefäßhohlräume aus Spaltlücken entwickeln, die bei der Anlage des Mesenchyms zwischen den Keimblättern frei bleiben. Benachbarte Mesenchymzellen scheiden diese Lücken ein und legen sich zu einem Gefäßendothel an einander. Nach einer anderen Auffassung sollen sich im Mesenchymgewebe Zellen in Reihen an einander legen; die so gebildeten Zellstränge höhlen sich im Inneren aus; die oberflächlichen Zellen werden zur Endothelwand, die übrigen zu Blutkörperchen. Eine weitere Annahme lässt das Gefäßendothel aus Zellen des Darmdrüsenblattes hervorgehen. Es soll sich ein Endothelsäckchen bilden und eine selbständige Anlage darstellen, die durch Sprossenbildung den Gefäßbaum aus sich hervorwachsen lässt.

Das endotheliale Herzsäckchen soll Anfangs aus einem ziemlich unregelmäßigen Zellhaufen bestehen, in dem einzelne Hohlräume auftreten, die nach und nach zu einer einheitlichen Herzhöhle zusammenfließen. Ob das Zellenmaterial dieser ersten Herzanlage vom inneren oder vom mittleren Keimblatte stammt, oder ob beide Keimblätter an seiner Bildung betheiligt sind, soll nach HERTWIG unsicher sein. Nach HOFFMANN[1] entstehen das endotheliale Herzsäckchen und die Aorta bei den Selachiern dadurch, dass an bestimmten Strecken die Zellen der Urdarmwand sich abplatten und die Gestalt von überaus zarten Endothelien annehmen; diese Strecken schnüren sich vom Urdarme ab und werden zur endothelialen innersten Gefäßhaut.

GEGENBAUR schließt sich der Auffassung der Autoren, die die epitheliale Herzanlage der Cranioten als Abkömmling des Entoderms betrachten, an. Indem die mesodermalen Seitenplatten mit der epithelialen Herzanlage in Verbindung treten, entsteht die Wand des Herzschlauches in der Weise, dass die endocardiale Auskleidung aus dem entodermalen Antheile, die übrige Wandung aus der die sogenannte Darmfaserplatte bildenden Mesodermschicht hervorgeht.

Das Gefäßepithel ist nach GEGENBAUR entodermaler Herkunft: »So ist denn hier das Entoderm außer fürs Herz auch der

[1] Citirt nach HERTWIG.

Ausgangspunkt für große Gefäßstämme, und wir können auf Strecken hin die epitheliale Auskleidung von Gefäßbahnen als entodermaler Abkunft betrachten. Das Epithel der Gefäße ist es, welches die Beziehung zum inneren Keimblatte forterhält, während nach außen davon das Mesoderm herrscht und den umfänglichsten Theil der gesammten Gefäßwand hervorgehen lässt. Wie jenes Epithel sich verändert, ob es hohe oder niedere plattenförmige Elemente bildet, ist untergeordnet hinsichtlich seiner Herkunft, welche es als einen den Tunicaten und von da den Vertebraten gewordenen Erwerb erscheinen lässt.«

»Mit der Ableitung des Gefäßsystems resp. zunächst des Herzens vom Entoderm ist vor Allem eine Thatsache ausgesprochen, welche zu den für fast alle Wirbellose geltenden Bilaterien in einem Gegensatze steht. Wir folgern daraus, dass in der Änderung eine schon bei Tunicaten aufgetretene Cänogenese zur Geltung gelangt ist für welche die Bedingungen zu ermitteln sind.«

Der entodermale Ursprung des Tunicatenherzens ist aber keineswegs in allen Fällen gesichert. Bei den Salpen ist er zum mindesten zweifelhaft; bei den Pyrosomen hat SEELIGER[1] die Entstehung von Herz und Pericardium aus dem Mesenchym sicher nachgewiesen. Ferner ist, wie ich schon mehrfach hervorgehoben habe, an der Entstehung der Gefäßendothelien der Tunicaten aus amöboiden Blutzellen nicht zu zweifeln. GEGENBAUR wird demnach den auf der entodermalen Entstehung des Herzens und des Gefäßepithels fußenden Gegensatz der Vertebraten und Tunicaten zu den übrigen Wirbellosen kaum aufrecht erhalten können.

Für eine Homologie des Herzens der Tunicaten und der Vertebraten würden der gemeinsame Ursprung von einer Ausgangsform und die Gleichmäßigkeit der das Herz umgebenden Wandungen Bedingung sein.

Das Endocard der Vertebraten entsteht, wenn wir den Ausführungen GEGENBAUR's beitreten, entodermal und stellt die primäre Herzanlage dar. Es bildet späterhin eine bindegewebige Membran, die gegen die Herzhöhle durch eine Epithelschicht abgegrenzt ist.

Das Endocard der Tunicaten ist ein Produkt amöboider Blutzellen also mesodermaler Herkunft. Es ist ein echtes Endothel, das durch ein zartes Mesenchymgewebe vom Myocard getrennt ist.

Das Herz der Vertebraten entsteht aus dem Mesoderm. Es

[1] OSWALD SEELIGER, Zur Entwicklungsgeschichte der Pyrosomen. p. 39.

besteht aus dem kontraktilen Myocard und dem diesem äußerlich anliegenden visceralen Blatte des Pericards, dem Epicard.

Das Herz der Tunicaten scheint vorwiegend entodermal zu entstehen. Die Herzwand wird von VAN BENEDEN und JULIN in das Ektocard, das dem Sarcoplasmatheile der Herzmuskelzellen entspricht und das Myocard, den fibrillären Theil der Herzmuskelzellen, getheilt.

Nur auf Grund dieser zum Zwecke der Homologie vorgenommenen Eintheilung der Tunicatenherzwand würde man eine Gleichwerthigkeit der die Herzhöhle umgebenden Wandungen bei Tunicaten und Vertebraten aussprechen können. Das Ektocard würde dem Epicard der Vertebraten, das Myocard dem gleichen Gebilde der Wirbelthiere zu homologisiren sein.

Rechnet man indess zu dieser etwas gesuchten Erklärung die Thatsache, dass auch die Ausgangsformen bei der Herzbildung der Tunicaten und Vertebraten nicht die gleichen sind, dann wird man sich für eine Homologie der Herzen dieser beiden Gruppen kaum erwärmen können.

Die Funktion der Herzmuskelzellen.

In seiner schon mehrfach citirten Arbeit über den Herzschlag der Salpen hat SCHULTZE vorwiegend die Resultate seiner ausgezeichneten Beobachtungen am pulsirenden Salpenherzen niedergelegt.

Der Verfasser bezeichnet die Kontraktion des Herzens vom venösen hypobranchialen bis zum arteriellen visceralen Herzende als advisceralen, die entgegengesetzte, also vom venösen visceralen bis zum arteriellen hypobranchialen Herzende als abvisceralen Herzschlag. Die auf einander folgenden, gleich gerichteten Herzschläge nennt SCHULTZE eine Pulsationsreihe, die zwischen einer abvisceralen und einer advisceralen Pulsationsreihe oder umgekehrt liegende Pause Wechselpause. Da nach SCHULTZE den Tunicaten kontraktile Gefäßansätze fehlen, eine Ansicht, die ich für die von mir untersuchte *Ciona* nicht acceptiren möchte, beginnt sowohl die ad- als auch die abviscerale Welle in einem bestimmten Bezirke des Herzens auf der sogenannten Ventralfläche neben »der Übergangsstelle des Herzens in die Venenwurzeln«. Von da greift die Anfangskontraktion nach der Dorsalseite über und pflanzt sich dann in der Längenrichtung des Herzens fort. Das venöse Herzende kontrahirt sich im Beginn der Pulsation, so dass das entsprechende Ostium stark verengt ist. Häufig ist die Kontraktion so stark, dass das dem venösen Ostium zuströmende Blut sich staut und vom Herzen eine kurze Strecke zu-

rückweicht. Darauf erschlafft das Ostium, das Blut wird angesogen und beim Fortschreiten der peristaltischen Welle mit großer Schnelligkeit ins Herz befördert.

Bei dieser Gelegenheit erwähnt SCHULTZE auch den sog. »Kontraktionszipfel«.

Er hat gefunden, dass, wenn man das venöse hypobranchiale Herzende unter der Lupe bei durchfallendem Lichte im Beginn der peristaltischen Welle beobachtet, der Anfangstheil der ventralen Herzwand weit in das Lumen der Venenmündung vorgestreckt wird. Diese Erscheinung ist nicht immer während der ganzen Pulsationsreihe und nicht bei allen daraufhin untersuchten Exemplaren in gleicher Weise ausgeprägt; bei abvisceralen Pulsationen, also am visceralen Herzende, tritt sie stets weniger deutlich zu Tage. »Dieser zipfelförmig in die Blutbahn einspringende Theil des kontrahirten venösen Herzendes sei kurz der Kontraktionszipfel genannt.« SCHULTZE hält diesen klappenähnlichen Wandabschnitt nicht für einen anatomisch präformirten Herztheil, weil er bei dem einen Individuum schon nach jedem Herzschlage, bei anderen erst nach der Umkehr der Blutstromrichtung vollständig verschwindet. Das Phänomen des Kontraktionszipfels werde ich bei der Besprechung der Herzostien und der in diese einmündenden Gefäße zu deuten versuchen.

Was die Bewegung des Herzens bei der peristaltischen Welle anbetrifft, so beschreibt SCHULTZE die letztere als eine weißliche Figur, die über das sonst durchsichtige oder doch nur schwach getrübte Herz hingleitet. Dass diese Welle nicht allein nach Art der peristaltischen Bewegungen verläuft, sondern im Herzen tiefe Einschnürungen verursacht, geht aus der Angabe hervor, dass sie »auf der Bauchseite des Herzens tief einschneidet«; später spricht der Verfasser von einer langsam fortschreitenden tiefen Einschnürung in der Bauchfläche des Herzens. Ferner hat SCHULTZE am jeweiligen Arterienende des Herzens häufig, zuweilen regelmäßig, gemischte Kontraktionserscheinungen beobachtet. Stand z. B. das hypobranchiale Herzende nach Ablauf der advisceralen Pulsationsreihe in Diastole, dann zog es sich unmittelbar vor Eintreffen des maximal kontrahirten Theiles der ersten abvisceralen Welle aktiv kräftig zusammen. Diese Einschnürung der Herzwand bezeichnet der Verfasser als die antiperistaltische Zuckung. Bei der Umkehr der Kontraktionsrichtung erscheint die letzte der abvisceralen Wellen als Dauerkontraktion, die in Gestalt einer Einschnürung der ventralen Herzwand vor dem bis jetzt arteriellen Herzende Halt macht.

Ferner zeigt das stillstehende Herz regelmäßig an seiner Ventralfläche eine oder mehrere Einkerbungen, zwischen denen sich die Herzwand bauchig vorwölbt. »Man darf diese Ruhefalten nicht lediglich auf ein passives Einsinken der elastischen Herzwand zurückführen. Die Thatsache, dass ganz die gleichen Falten sich immer da ausbilden, wo in Folge von Störungen die Kontraktionswelle stehen bleibt, dass ferner bei längerem Sistiren der Herzthätigkeit diese scheinbar fixen Kerben langsam fortwandern können, diese Thatsachen sprechen wohl dafür, dass die Herzfalten aktiven, mittelstarken, lokalen Dauerkontraktionen der Muskeln ihre Entstehung verdanken.«

Ich habe mich bei diesen physiologischen Erörterungen wohl länger aufgehalten, als es meine Aufgabe zu erfordern scheint. Da indess der Verlauf der Herzmuskelfibrillen bei der *Ciona* ein principiell anderer ist wie bei den Salpen, halte ich es für geboten, die Resultate meiner histologischen Untersuchungen mit den physiologischen Thatsachen in Einklang zu bringen.

Wie ich bereits aus einander gesetzt habe, verläuft die Längsrichtung der spindelförmigen Herzmuskelzellen der Salpen senkrecht zur Längsachse des Herzens. Die Fibrillen verlaufen, da ihre Längsrichtung mit der der Herzmuskelzellen übereinstimmt, ebenfalls quer zur Herzlängsachse. Die Zellen werden demnach bei der Kontraktion der Fibrillen ihre Längsrichtung verkürzen. Diese Kontraktionen bewirken die Einschnürungen, die SCHULTZE am pulsirenden Herzen beobachtet hat. Die Einschnürungen beginnen am jeweiligen venösen Herzende und ziehen sich von hier aus bis zum arteriellen Herzende hin. Seitlich betrachtet kann diese successive weiterschreitende Einschnürung nur als peristaltische Welle erscheinen. Gleichzeitig sind die Kontraktionen auch stark genug, um das Blut in die Gefäße, deren Wandungen bei den Salpen muskulöse Elemente nicht besitzen, hineinzupressen.

Das Muskelgewebe tritt daher auch beim Salpenherz in der Form auf, die für das Zustandebringen von Bewegungen am vortheilhaftesten ist, »als Komplexe langer Fasern, die aus kontraktiler Substanz bestehen und im Stande sind, sich bedeutend zu verkürzen. Wenn eine Menge solcher Fasern um einen Hohlraum ringförmig gruppirt sind, werden sie durch ihre Kontraktion eine Verengerung des Hohlraumes bewirken«[1].

Was den Eintritt des hypobranchialen und visceralen Gefäßstammes

[1] S. BERGH, p. 108.

in das Herz anbelangt, so werde ich mich darauf beschränken, auf Grund meiner histologischen Befunde die von SCHULTZE an Injektionspräparaten gewonnenen Resultate zu vergleichen, so weit sie sich auf die in nächster Nähe des Herzens befindlichen Gefäße beziehen.

SCHULTZE lässt bei abvisceralen Pulsationen das Blut aus dem vorderen Herzende in die Hypobranchial- und die großen vorderen Mantelgefäße eintreten. Beide Gefäßgruppen sind schon nahe ihrem Ursprunge aus dem Herzen durch Anastomosen verbunden oder die Mantelgefäße entspringen nicht selbständig aus dem Herzen und gehen als starke Seitenäste aus den Hypobranchialkanälen ab. Aus der beigefügten Zeichnung Fig. 1, Taf. IX [1], die die Herzregion eines Solitärthieres der *Salpa africana* darstellt (Injektionspräparat), entspringen unmittelbar am vorderen Herzende zwei neben einander verlaufende Hypobranchialkanäle und ein gemeinschaftlicher Stamm, der sich kurz nach dem Austritt aus dem Herzen in die beiden Mantelgefäße theilt.

Die Hypobranchial- und Mantelgefäße sollen durch unzählige Seiten- und Endverzweigungen das Blut im präcardialen Körper vertheilen; das Blut soll dann das dichte Kanalnetz des Mantels und der Muskelbänder durchströmen, die Ingestionsregion und das Ganglion versorgen und schließlich auch in die Kieme eintreten. Der Theil des Blutes, der die Kieme durchspült hat, wird in den großen Kiemenkanälen nach hinten befördert. Von hier aus tritt das Blut theils unmittelbar von hinten her in das Herz zurück, theils tritt es durch die Visceralkanäle erst in den Nucleus ein, durchströmt diesen und gelangt dann erst durch die Intestinalstämme zum Herzen.

Bei advisceralen Pulsationen tritt das Blut aus dem hinteren Herzende durch die großen Intestinalkanäle in den Nucleus; ein Theil des Blutes, das den Nucleus durchströmt hat, wird durch Visceralkanäle der Kieme zugeführt; ferner erhält die Kieme auch direkt Blut vom hinteren Herzende durch den »Branchio-Visceralstrunk«.

Auf derselben Zeichnung gehen aus dem visceralen Herzende drei Intestinalkanäle hervor, ferner der Truncus branchio-visceralis und ein Gefäß, das für den Stolo prolifer bestimmt zu sein scheint. Mit dem Truncus branchio-visceralis vereinigt sich der Visceralkanal, der aus den Intestinalgefäßen, nachdem diese den Nucleus durchspült haben, sein Blut erhält. Aus dieser Vereinigung entsteht ein gemeinsamer Stamm, der sich bald in zwei Kiemengefäße gabelt.

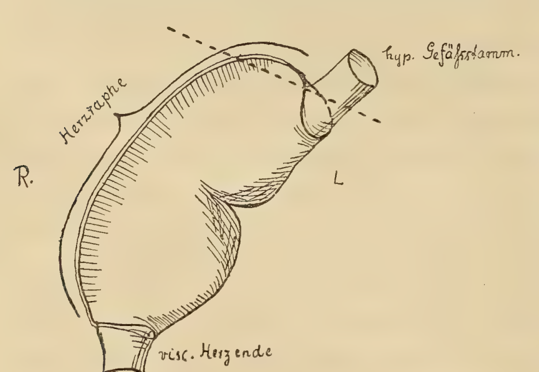
---

[1] SCHULTZE, l. c.

Auf einem ungefähr $1^1/_2$ mm vor dem hypobranchialen Herzende entnommenen Schnitte sieht man das Endostyl von fünf Gefäßen umgeben. Je ein Gefäß liegt in dem Winkel, den das Endostyl mit der Wandung der Athemhöhle bildet, während je ein Gefäß zu Seiten des Endostyls seine Lage hat. Die ersteren beiden entsprechen den Hypobranchialgefäßen SCHULTZE's, die letzteren den Mantelgefäßen. Aus welchem Grunde der Verfasser den Namen Mantelgefäße eingeführt hat, ist mir nicht klar geworden, da sie ja in den Cellulosemantel nicht eintreten. Ein fünftes Gefäß habe ich außerdem noch ventral vom Endostyl gesehen.

Verfolgt man die Schnitte weiter nach dem Herzen zu, dann vereinigen sich zunächst Hypobranchial- und »Mantelgefäß« je einer Seite zu einem gemeinschaftlichen Stamme, so dass auf solchen Schnitten drei Gefäße sichtbar sind. Diese treten ebenfalls zusammen und bilden zuletzt ein einheitliches Sammelgefäß, den hypobranchialen Gefäßstamm.

Auf den folgenden Serienschnitten sieht man im rechten ventralen Theile der Leibeshöhle das vordere Herzende. Allmählich werden zwei längliche Säckchen (Fig. 29, Taf. XXX) sichtbar, zwischen denen die Herzhöhle gelegen ist. Die Säckchen entsprechen der Pericardialhöhle. Die Herzraphe befindet sich an der der rechten Körperwand zunächst gelegenen Herzseite.



In der Textfigur ist das Herz mit der Einmündung der Gefäße schematisch gezeichnet, das Pericard ist fortgelassen. Mit R ist die rechte, mit L die linke Herzseite bezeichnet. An der rechten Seite verläuft die Raphe, hier würden demnach die Umschlagsränder zwischen Myocard und Pericard zu suchen sein.

Die punktirte Linie giebt die Richtung an, durch die ungefähr der auf Fig. 29 gezeichnete Schnitt gelegt ist. Der hypobranchiale Gefäßstamm mündet an der linken Seite in das Herz. Die die Herzwand bildende Einstülpung des Pericards ist demnach am vorderen Herzende so tief, dass das seitliche Eintreten des Gefäßes an der

linken Herzseite noch möglich ist. Desshalb sieht man auch auf Fig. 29 Herz und Gefäß auf einem Schnitte.

Auf den weiteren Schnitten nähert sich der hypobranchiale Gefäßstamm immer mehr der Herzhöhle; allmählich wird er von Myocard und Pericard, die sich dann vereinen, eingeschlossen. Den Zusammenhang des endothelialen Endocards mit dem Endothel des hypobranchialen Gefäßes kann man an geeigneten Schnitten sicher feststellen.

Am visceralen Herzende sind die Verhältnisse ähnliche. Auch hier verbindet sich das Herz mit einem gemeinschaftlichen Gefäße, dem visceralen Gefäßstamme. Hier befindet sich aber das Herzostium nicht seitlich, sondern an der Spitze des visceralen Herzendes, Endocard und Gefäßendothel stehen auch hier in Zusammenhang. Dieser Gegensatz ist vielleicht durch die jeweilige ad- oder abviscerale Pulsationsrichtung bedingt, in der das Herz bei der Fixirung verharrte.

Aus dem visceralen Gefäßstamme geht dicht vor seiner Vereinigung mit dem Herzen das von SCHULTZE als Truncus branchiovisceralis bezeichnete Gefäß ab, weiterhin kann man seine Verzweigung in die Intestinalkanäle beobachten.

Im Gegensatz zu SCHULTZE geht demnach nach meinen Befunden aus jedem der Herzostien nur ein gemeinschaftlicher Gefäßstamm hervor; die einzelnen Gefäße entspringen nicht gesondert aus dem Herzen. Die Gefäße für den Stolo prolifer sind bei der Beschreibung der Herzen der *Salpa democratica* und *Salpa fusiformis*, von denen ausgewachsene Solitärformen untersucht wurden, erwähnt.

Der SCHULTZE'sche Kontraktionszipfel soll vor jeder advisceralen Welle am venösen, also hypobranchialen Herzende sich bilden, und zwar dann, wenn das vordere Herz sich kontrahirt. SCHULTZE ist der Ansicht, dass der ventrale Theil der Herzwand sich in das Sinuslumen vorstülpt.

Ich glaube, die fragliche Erscheinung in ganz einfacher Weise erklären zu können. Wenn an der Einmündungsstelle des hypobranchialen Gefäßstammes die in der Diastole transparente Herzwand sich kontrahirt, wird sie viel deutlicher hervortreten als in erschlafftem Zustande. Wenn vor der advisceralen Welle die Kontraktion im hypobranchialen Herztheile beginnt, ist es recht gut möglich, dass sich die Herzwand, die sich da, wo sie mit dem Gefäß zusammentritt, auch in das Pericard umschlägt, an dieser Stelle deutlich vom Gefäßlumen und Pericard abhebt. Es kann so recht wohl ein

klappenförmiger Wandabschnitt vorgetäuscht werden, der weiter nichts ist, wie die kontrahirte und dadurch deutlicher hervortretende Herzwand.

Bei der Diastole soll der klappenförmige Wandabschnitt wieder verschwinden; auch hiermit würde meine Auffassung übereinstimmen, denn der Herzmuskel ist jetzt wieder transparent geworden.

Am visceralen Herzende würde der Kontraktionszipfel auf dieselbe Weise zu deuten sein.

Auch die SCHULTZE'schen Abbildungen würden meiner Auffassung nicht entgegenstehen.

Die Untersuchung des Herzens auf nervöse Elemente.

Die früheren Forscher RANSOM[1], VAN BENEDEN und JULIN[2], KNOLL[3], sowie auch SCHULTZE[4] haben vergeblich nach nervösen Elementen im Tunicatenherzen gesucht. Auch meine daraufhin gerichteten Untersuchungen lieferten ein negatives Resultat. Ich gebe desshalb die SCHULTZE'sche Auffassung, zu der er auf Grund seiner exakten physiologischen Versuche gekommen ist, mit seinen eigenen Worten wieder und spreche auch mich dahin aus, »dass Ganglienzellen und Nervenfasern dem Salpenherzen fehlen, dass es die motorischen Reize ausschließlich im Stoffwechsel seiner sarcoplasmareichen Muskelzellen selbst entwickelt«.

Mit dieser Auffassung stehen die von HUNTER[5] neuerdings veröffentlichten Resultate im Widerspruch. HUNTER hat nach intravitaler Methylenblaubehandlung zwei schmale Ganglien an den Herzenden der *Molgula manhattensis* gefunden; in den Ganglien fanden sich wenige, höchstens zwölf Zellen, die meistens bipolar, seltener tri- und multipolar waren. Die bipolaren Zellen hat HUNTER bei der *Molgula*, die tri- und multipolaren bei der *Yarsis zonaria* gesehen. Bei der *Molgula* hat HUNTER den Eindruck gewonnen, als ob Nervenfibrillen das Herz in spiraliger Anordnung umgeben. Es gelang dem Autor nicht, die Enden der Nervenfibrillen zu verfolgen. In einigen

---

[1] W. B. RANSOM, On the cardiac rhythm of invertebrata. Journal of Physiology. Vol. V. Bd. 4. 1884.

[2] l. c. p. 321.

[3] PH. KNOLL, Über die Herzthätigkeit bei einigen Evertebraten und deren Beeinflussung durch die Temperatur. Sitzungsber. der K. Akad. der Wissensch. Wien. Math.-naturw. Klasse. Bd. CII. 1893. p. 12.

[4] l. c. p. 253.

[5] HUNTER, The structure of the Heart of *Molgula manhattensis.*

Fällen war die Längsrichtung der Nervenzellen der des Herzens beinahe gleich. So weit es HUNTER möglich war, konnte er feststellen, dass die nervösen Elemente auf den Herzmuskelzellen, also zwischen Herzwand und Pericard, gelegen waren und sich bei den Kontraktionen des Myocards bewegten.

Es ist HUNTER nicht gelungen, trotz ausgedehnter und sorgfältiger Studien von Serienschnitten und Anwendung verschiedener Färbemethoden Weiteres über die Innervation des Herzens zu erfahren, auch hat er eine Verbindung der Nervenzellen des Herzens mit dem nach dem Ovarium zu gelegenen und dem in der Nähe des Endostyls beobachteten Nervenstrange nicht gesehen. Eine derartige Verbindung würde man nach dem Ausfalle der physiologischen Experimente auch nicht erwarten dürfen.

HUNTER hat beobachtet, dass die isolirten Herzenden, der lebenden *Molgula* entnommen, weiter pulsirten, während der isolirte mittlere Herztheil nicht mehr zu rhythmischen Kontraktionen fähig war.

Dieser Befund würde als Beweis für das von HUNTER behauptete Vorkommen von Nervenzellen an den Herzenden gelten können.

Intravitale Färbungen des Salpenherzens habe ich nicht versucht; die von HUNTER untersuchte *Molgula* stand mir leider nicht zur Verfügung, so dass ich nicht in der Lage war, die HUNTER'schen Resultate nachzuprüfen. Was bei diesen aber sofort auffällt, ist die Behauptung, dass die Nervenzellen zwischen Herzwand und Pericardium gelegen sein sollen. Diese eigenthümliche Lage der nervösen Elemente ist ontogenetisch nicht zu erklären. Da außerdem die Auffassung SCHULTZE's von der autonomen Muskelthätigkeit des Salpenherzens den Physiologen vollkommen befriedigt, bedürfen die HUNTERschen Befunde doch wohl weiterer Bestätigung.

2. Salpa africana. Kettenthier.

Das Herz liegt im äußersten Theile der rechten ventralen Leibeshöhle. Es erstreckt sich vom Ende des Endostyls bis an den vorderen Magentheil. Auf Querschnitten durch den Salpenkörper sieht man kurz vor dem Beginne der hypobranchialen Herzspitze das Endostyl von vier Gefäßen begleitet, die sich wie beim Solitärthiere zu einem gemeinsamen Stamme vereinigen. Noch während die vier Kanäle gesondert verlaufen, erblickt man auf Querschnitten schon die hypobranchiale Herzspitze. Die Herzraphe liegt wie beim Solitärthiere der äußeren Körperseite zu. Die Umschlagsränder zwischen Herzwand und Pericard legen sich hier innig an einander und ver-

schließen dadurch die Herzhöhle. Das hypobranchiale Sammelgefäß tritt an der der Raphe gegenüberliegenden Seite in das Herz ein in ähnlicher Weise, wie ich es bei der Solitärform geschildert habe. In seiner Mitte hat das Herz auf einem Querschnitte die Gestalt, die Fig. 36, Taf. XXXI, zeigt. Es liegt an dieser Stelle so weit im äußeren Theile der rechten ventralen Leibeshöhle, dass hier das Ektoderm sich buckelförmig nach außen vorgewölbt hat. Der Bau der Herzwand gleicht dem der zuerst beschriebenen Form. Man sieht auch hier in den Herzmuskelzellen einen der Pericardialhöhle zu liegenden sarcoplasmatischen und einen der Herzhöhle zugekehrten fibrillären Theil scharf gesondert. Auch hier besitzen die Fibrillenbündel die Gestalt langer Spindeln, deren Längenrichtung senkrecht zur Herzlängsachse steht. Die kontraktile Substanz erscheint in Form anisotroper Einzelkörperchen, die mit denen der übrigen Fibrillen in derselben Zellgruppe parallele Querreihen bilden. Die anisotropen Einlagerungen zeigen auf Fibrillenlängsschnitten dieselben Reihen von mehreren Einzelkörperchen, wie sie beim Solitärthiere schon näher beschrieben sind.

Ein Endocard ist ebenfalls vorhanden. Es liegt nur an einer Seite der Herzhöhle und zwar auch an der Herzwand, die dem Kiemendarme am nächsten ist. Es erscheint auf Schnitten als zarte Membran, die sich nur an den Stellen vom Myocard abhebt, wo dieses Falten bildet. Zellige Elemente von rundlicher bis längsovaler Form mit deutlichem Kerne treten auf Schnitten gleichfalls hervor.

Der viscerale Gefäßstamm giebt vor seiner Vereinigung mit dem hinteren Herzende den Truncus branchiovisceralis ab.

Das Pericard stellt ein einschichtiges Epithel dar, das aus polygonalen Plattenzellen zusammengesetzt ist.

3. Salpa bicaudata.

Das Herz reicht vom Endostylfortsatz bis zum Magen und hat die Gestalt eines länglichen, an beiden Enden zugespitzten Beutels.

Auf Schnitten, die kurz vor der hypobranchialen Herzspitze das Endostyl getroffen haben, sieht man an dessen Seiten je ein breites Gefäß und ventral von ihm ein drittes, die alle sich zum hypobranchialen Gefäßstamme vereinigen, der unmittelbar am Ektoderm seine Lage hat. Der oberste Theil des vorderen Herzendes legt sich an die dem Kiemendarme zugekehrte Seite des hypobranchialen Gefäßes und umgreift dieses immer weiter. Auf Fig. 42, Taf. XXXI,

bezeichnet *hz* die Herzwand, *pk* das Pericard, *pkh* die Pericardialhöhle. Die Gefäßwand liegt innig dem Ektoderm *ec* an; sie hat sich im Bereiche der Herzwand geöffnet, um sich an einer Seite an den Umschlagsrand zwischen Herz und Pericard anzulegen, während sie von der anderen Seite aus über die Hälfte der Herzwand sich erstreckt, mit dieser durch zartes Gewebe verbunden.

Dieser Theil der Gefäßwand wird zum endothelialen Endocard (*hzen*).

Auf den folgenden Schnitten dehnt sich die Herzwand immer weiter aus, so dass das Herz zuletzt die auf Fig. 38, Taf. XXXI, gezeichnete Form erhält.

hzr ist die Stelle, wo die viscerale Einstülpung des ursprünglichen Pericardialbläschens und damit auch die Bildung des Herzens begonnen hat. Die Umschlagsränder zwischen Myocard und Pericard liegen hier sehr nahe neben einander, aber sie berühren sich nicht. Der Spalt zwischen ihnen wird durch eine Membran verschlossen, die aus den die Leibeshöhle erfüllenden Mesenchymfasern hervorgegangen ist. Zellen habe ich in dieser Membran nicht angetroffen. Das Endocard verläuft auch bei dieser Form einseitig und zwar an der endocardialen Seite der dem Kiemendarme zunächst gelegenen Herzwand.

Das viscerale Herzende fand ich auch bei dieser Form weniger zugespitzt wie den hypobranchialen Herztheil. Die Einmündung des visceralen Gefäßstammes erfolgt in ähnlicher Weise, wie ich es am vorderen Herzende beschrieben habe.

Das Myocard besteht auf Totalpräparaten aus außerordentlich langen und sehr schmalen Zellgruppen, deren jede stets mit mehreren Kernen versehen ist. Die Fibrillenbündel verlaufen mit der Längsrichtung in der Querachse des Herzens. Die Fibrillen bilden in ihnen lange Fasern, die in regelmäßiger Weise quergestreift sind. Da die Querstreifung in den übrigen Fibrillen derselben Zelle die gleiche ist, bilden auch hier die doppelt lichtbrechenden Einlagerungen in den Muskelzellgruppen regelmäßige Querreihen (Fig. 41, Taf. XXXI). Bei den Fibrillen der *Salpa bicaudata* lässt sich sehr deutlich erkennen, wie die anisotrope Substanz in der Längenrichtung getheilt ist; die Fibrillen sind auch hier Doppellamellen, deren jede aus zwei Einzellamellen zusammengesetzt ist.

Auf Querschnitten traten, vielleicht in Folge der Konservirung, die kontraktilen Elemente nicht sehr deutlich hervor. Es ließ sich indess feststellen, dass die Fibrillenlängsschnitte mit denen der *Salpa africana* übereinstimmten, wenngleich sich nicht verkennen ließ, dass

die Einzelkörperchen bei der vorliegenden Form (Fig. 40, Taf. XXXI) kleiner waren. Jede Fibrillenquerscheibe erschien auf dem Schnitte als eine aus drei Einzelkörperchen bestehende Reihe. Jede Lamelle (sog. Fibrille) besteht demnach aus drei in einer Ebene gelegenen regelmäßig quergestreiften Längsfasern.

Bei der Kontraktion verkürzen die Herzmuskelzellen ihre Längenrichtung; die Pulsation des Herzens wird auch hier durch am jeweiligen venösen Herzende beginnende Einschnürungen, die nach dem arteriellen Herzende sich hinziehen und bei der seitlichen Beobachtung als peristaltische Wellen erscheinen, bewirkt.

Das Endocard erscheint auf Fig. 40, Taf. XXXI, etwas schräg getroffen. Das Sarcoplasma seiner Zellen habe ich nicht so reich verzweigt gesehen, wie bei der *Salpa africana*. Das zwischen Endocard und Myocard befindliche zarte Gewebe ist netzförmig und kräftig entwickelt. Bindegewebszellen enthält es nicht.

Das Pericard besteht aus einem einschichtigen Epithel platter polygonaler Zellen.

Das Phänomen des Kontraktionszipfels erklärt sich in ähnlicher Weise wie bei der zuerst betrachteten Form. Der in Fig. 42, Taf. XXXI, quergeschnittene Herztheil wird am lebenden Thiere, im durchfallenden Lichte betrachtet, als Rohr mit einfacher Wandung erscheinen. Bei der Kontraktion wird die bei der Diastole transparente Herzwand sichtbar und erscheint als ventraler, in den vorderen Gefäßsinus vorgestülpter Abschnitt der Herzwand. Bei der Dilatation stellt die transparente Beschaffenheit sich wieder ein, so dass die Herzwand nicht mehr sichtbar ist, der klappenähnliche Vorsprung demnach zu verschwinden scheint.

Am visceralen Herzende hat SCHULTZE die Klappe nie so deutlich gesehen; auch hiermit stimmt meine Auffassung überein, wenn man bedenkt, dass der viscerale Herztheil viel stumpfer erscheint wie das hypobranchiale Herzende.

4. Salpa fusiformis. Solitärthier.

$2^1/_2$ cm langes, ausgewachsenes Exemplar.

Das Herz liegt in der ventralen Leibeshöhle rechts vom Endostyl. Es erstreckt sich nach hinten nur etwas über den Endostylfortsatz hinaus und reicht dabei bis an den Eingeweidenucleus. Der Herzspalt liegt wie bei der *Salpa africana* der rechten Körperwand zu. Die Umschlagsränder zwischen Myocard und Pericard legen sich ziemlich eng an einander und schließen unter Hinzutreten einer sehr

schmalen Raphe an der Einstülpungsstelle die Herzhöhle, Fig. 44, Taf. XXXI *hzr*. Der hypobranchiale Gefäßstamm mündet an der dem Endostyl zu gelegenen Herzseite in derselben Weise wie bei der *Salpa africana*.

Die Fibrillenbündel der Herzwand sind auch hier spindelförmig; sie liegen mit ihrer Längenrichtung in der Querachse des Herzens; auf Herzquerschnitten erkennt man, dass der sarcoplasmatische, nach der Pericardialhöhle zu gelegene Theil des Myocards sich scharf vom fibrillären Zelltheile, der der Herzhöhle zuliegt, abhebt. Die Fibrillen zeigen denselben Bau wie die der *Salpa africana*, sind aber feiner wie diese.

Das Pericard besteht aus einem einschichtigen Plattenepithel, das sich aus sechseckigen, polygonalen Zellen zusammensetzt.

Das Herz besitzt ein endotheliales Endocard (Fig. 44, Taf. XXXI *hzen*), das an beiden Herzostien mit der Wandung der von dem Herzen ausgehenden Gefäße zusammenhängt und sich auch nur an einer Seite und zwar auch hier an der dem Kiemendarme zunächst gelegenen Seite des Myocards findet; von diesem wird es durch zartes, sehr fein verzweigtes Gewebe getrennt.

Es sind zwei Gefäße für den Stolo vorhanden, in denen das Blut immer in entgegengesetzten Richtungen strömt. Diese beiden Blutbahnen haben einen verschiedenen Ursprung in ähnlicher Weise wie die beiden Theile der Mantelgefäße und die Stologefäße bei den Ascidien. Ein Gefäß entspringt aus dem hypobranchialen Gefäßstamme, eins aus dem Visceralstamme. Beide Gefäße und ihren Übergang in den Stolo prolifer kann man auf den Serienschnitten deutlich verfolgen.

Ein Zusammenhang des Stolos mit dem Herzen war nicht festzustellen.

5. Salpa fusiformis. Kettenthier.

Die untersuchten Exemplare sind 2 cm lang. Das Herz liegt beinahe in der Mitte der ventralen Leibeshöhle und ist als hirsekorngroßes Bläschen mit bloßem Auge, zwischen dem Endostylende und dem Eingeweideknäuel liegend, sichtbar. Der Herzspalt liegt auf der der rechten Leibeswand am nächsten gelegenen Herzseite; die Umschlagsränder zwischen Herzwand und Pericard sind relativ weit von einander entfernt, sie werden durch eine strukturlose Raphe verschlossen (Fig. 43 *hzr*, Taf. XXXI).

Ein Endocard ist vorhanden. Es verläuft als zarte Membran an

der endocardialen Seite der dem Kiemendarme zunächst gelegenen Herzwand, dieser aber nicht innig anliegend. Wie man sich auf dem Querschnitte überzeugen kann, tritt es an der Herzraphe, ohne mit dieser zusammenzutreffen, an das gegenüberliegende Myocard, um sich hier zu inseriren. Es enthält zahlreiche, auf dem Längsschnitte ovale Zellen mit Kern, die in einer Schicht liegen und den Zellen gleichen, die man auf Schnitten durch endotheliale Membranen antrifft. Die Einmündung der Gefäße in die Herzostien ist dieselbe wie bei den bisher beschriebenen Formen; auch bei der *Salpa fusiformis* stehen Endocard und Gefäßendothel in Zusammenhang.

Die Herzwand besteht aus langen, in der Querrichtung des Herzens verlaufenden spindelförmigen Zellgruppen, über deren sarcoplasmatischen und fibrillären Theil Neues nicht anzuführen ist.

Das Pericard ist ein einschichtiges polygonales Plattenepithel.

Bei zwei von mir untersuchten anscheinend aberranten Formen der gleichen Art, von ein und derselben Kette stammend, fehlte ein Endocard. Die anatomischen und histologischen Verhältnisse des Pericards und des Myocards zeigten indess kein von der Norm abweichendes Verhalten.

6. Salpa democratica. Solitärform.

Das Herz erstreckt sich nach vorn zu nur um ein Geringes über den Eingeweideknäuel. Bei schwacher Vergrößerung kann man es als zartes, dem Nucleus ventral nach der rechten Körperseite zu anliegendes Bläschen erkennen. Das Herz der *Salpa democratica* hat beinahe dorsoventrale Lage (Fig. 45, Taf. XXXI). Die Abbildung ist nach einem Querschnitte gezeichnet, der einer von dem hinteren nach dem vorderen Körperende zu geschnittenen Salpe entstammt. Die Lage des Magens (*mg*) bezeichnet die Mitte der ventralen Körperseite. Man sieht daher, dass das Herz (*hz*) nicht genau in der Mittellinie des Körpers, sondern etwas nach rechts gelegen ist. Die Umschlagsränder zwischen Herzwand und Pericard (*pk*) liegen sehr weit aus einander. Dieser außerordentlich weite dorsalwärts gelegene Herzspalt ist für die *Salpa democratica* charakteristisch. Auf den Schnitten vor dem hypobranchialen Herzende sieht man ein dem hypobranchialen Gefäßstamme entsprechendes Gefäßlumen, das an die hypobranchiale Herzspitze in der Weise herantritt, dass seine ventrale Wand mit dem Pericard sich verbindet und auf den weiteren Serienschnitten nicht mehr bemerkbar ist, während die dorsale Wand als solche bestehen bleibt und sich an den Umschlagsrändern des Herzens befestigt.

Man kann diese dorsale Wand auf sämmtlichen Herzquerschnitten verfolgen, sie bildet die die Herzhöhle schließende Raphe (*hzr*, Fig. 45, Taf. XXXI). Am visceralen Herzende geht die Raphe in das viscerale Gefäß über. Wir haben somit bei der *Salpa democratica* eine von den bisher betrachteten Formen abweichende Bildung der Herzraphe; während wir sie bislang durch Differenzirung der in der Leibeshöhle sich vorfindenden zarten Mesenchymfasern zu Stande kommen sahen, ist sie bei der *Salpa democratica* die direkte Fortsetzung der endothelialen Gefäßwand. Damit stimmt auch überein, dass bei dieser Form in der Raphe Kerne vorkommen, die Endothelzellen angehören. Zellgrenzen habe ich am erwachsenen Thiere in der Raphe nicht gesehen. Wohl aber kann man bei Embryonen den endothelialen Bau derselben leicht feststellen, und verweise ich auf den entwicklungsgeschichtlichen Theil meiner Arbeit.

Ein Endocard fehlt der *Salpa democratica*. Dafür ist die den Herzspalt schließende Raphe dem endothelialen Endocard der anderen Formen als gleichwerthig zu betrachten.

An der Vereinigungsstelle des vorderen Herzostiums mit dem hypobranchialen Gefäßstamme entspringt das hypobranchiale Stologefäß in der Weise, dass Herzwand und Pericard hier an der linken Herzseite eingebuchtet sind (Taf. XXIX, Fig. 16).

Das zweite Stologefäß entspringt aus dem visceralen Gefäßstamme, wendet sich links ventral am Herzen liegend nach vorn, um kurz hinter dem hypobranchialen Herzende in den Stolo einzumünden. Dieses Verhalten ist dasselbe, wie wir es bei der *Salpa fusiformis* beobachtet haben, und gewährleistet auch im *Stolo prolifer* eine mit den ad- resp. abvisceralen Pulsationswellen wechselnde Blutstromrichtung.

Die Herzwand besteht aus spindelförmigen Zellgruppen, die aber wesentlich kürzer sind, wie die der übrigen von mir beschriebenen Salpen, die aber auch wie bei diesen mit ihrer Längsrichtung in der Querachse des Herzens liegen. Jedes Fibrillenbündel enthält einen Kern (Fig. 46, Taf. XXXI). Die Fibrillen verlaufen in ihnen als einander parallele Längsfasern, die durch die regelmäßig abwechselnden doppelt und einfach lichtbrechenden Einlagerungen quergestreift sind. Diese Einlagerungen bilden mit denen der übrigen Fibrillen in den Zellen regelmäßige Querreihen.

Leider treten bei den kleineren Salpen die Fibrillen nicht so deutlich auf Schnitten hervor wie bei den größeren Formen. Außerdem hat die Konservirung auch viel Einfluss auf das Sichtbarwerden

der kontraktilen Substanz. Man kann aber feststellen, dass auf Flächenschnitten die anisotropen Querscheibchen getheilt erscheinen, und dass sie auf Längs- und Querschnitten durch die Zellen sich aus mehreren in einer Reihe liegenden Einzelkörperchen, die wiederum zu Längsreihen verbunden sind, zusammensetzen. Je kleiner die Salpen sind, desto zarter und feiner erscheinen die kontraktilen Körperchen.

Auch in der Anordnung des Sarcoplasmas und des fibrillären Theiles weicht das Myocard der vorliegenden Form von den bisher beobachteten Verhältnissen nicht ab.

Das Pericard ist ebenfalls ein einschichtiges Epithel, bestehend aus platten polygonalen Zellen.

7. Salpa democratica. Kettenform.

Der Bau des Herzens stimmt mit dem des Solitärthieres überein. Es liegt auch hier ventral, zwischen dem Ende des Endostyls und dem Nucleus, also etwas weiter nach vorn wie bei der ungeschlechtlichen Generation. Es ist bei schwacher Vergrößerung an gefärbten Exemplaren sehr gut zu erkennen. Auf Querschnitten sieht man es rechts seitlich in der Leibeshöhle (Fig. 47, Taf. XXXI). Der weite Herzspalt, die ihn schließende breite Raphe und die dorsoventrale Lage charakterisiren auch das Herz der Kettenform. Aller Wahrscheinlichkeit nach ist die Raphe ebenfalls als eine Fortsetzung der Gefäßwand zu betrachten, indess konnte ich bei der Kleinheit des Objektes den Zusammenhang beider nicht erkennen. Der histologische Bau der Herz- und Pericardialwand ist derselbe wie beim Solitärthiere.

Dass die Raphe Endothelzellen enthält, geht aus Fig. 48, Taf. XXXI, hervor.

B. Die Anatomie und Histologie des Herzens der Ciona intestinalis.

Ausführliche Untersuchungen des *Ciona*-Herzens verdanken wir Camil Heller, Herrmann und Roule.

Heller[1] giebt an, dass das schlauchförmige Herz in Gestalt einer mit der Konvexität nach vorn und oben gerichteten Schlinge in dem Raume zwischen Magen und Darm seine Lage hat. »Der

---

[1] Camil Heller, Untersuchungen über die Tunicaten des Adriatischen Meeres. I und II. Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Bd. XXXIV. Wien 1874/1875.

hintere Theil dieser Schlinge verläuft zum Magen, giebt für diesen und den Darmkanal mehrere Äste ab und setzt sich dann in das Rückengefäß fort. Der vordere Schenkel wendet sich unmittelbar unter dem Blindfortsatze der Hypobranchialrinne nach vorn und verläuft unter dieser als Ventralstamm weiter. Das Herz ist deutlich in einen dünnen Herzbeutel eingeschlossen. Dieser Herzbeutel erscheint als Duplikatur jener dünnen Haut, welche die Eingeweide in der Leibeshöhle überzieht und nach vorn hin auch die Scheidewand zwischen Leibeshöhle und Peribranchialraum herstellt.« Der Herzbeutel sollte aus zwei Schichten, einer inneren zelligen und einer äußeren faserigen Schicht bestehen. Den Zusammenhang des Herzens mit dem Pericardium an der Längsseite des Herzens hat HELLER richtig beobachtet und auf Fig. 4, Taf. V, in einem Querschnitte wiedergegeben.

Die Herzwand soll aus einer Lage dünner, quergestreifter Muskelfasern bestehen, die stellenweise aus einander treten und Lücken bilden, die von einem zarten Bindegewebe ausgefüllt werden.

Ein eigenthümliches Gebilde, das innerhalb der Herzbeutelhöhle der *Ciona* seine Lage hat und uns noch eingehend beschäftigen wird, hat HELLER zu gründlichen Untersuchungen veranlasst. Er fand dieses Organ fast regelmäßig, und zwar in der Pericardialhöhle zwischen den beiden Schenkeln des Herzschlauches gelegen. Bei den Kontraktionen des Herzens soll es sich in der Pericardialhöhle auf- und abwärts bewegen. Man soll es bald mehr nach oben an der Stelle, wo die beiden Herzschenkel in einander übergehen, bald weiter abwärts finden. HELLER hat das Organ weder mit dem Herzschlauche noch mit der Pericardialwand in Zusammenhang gesehen, mit einer Nadel hat er es hin- und herschieben können. Es besitzt ziemlich feste Konsistenz, grauweiße oder gelbliche Farbe und einen, häufig auch mehrere Fortsätze.

G. HERRMANN[1] hat die Herzen der *Phallusia gelatinosa* und der *Ciona intestinalis* untersucht. Er hat den lebenden Herzen mit einer PRAVAZ'schen Spritze eine Mischung von gleichen Theilen Alkohol und koncentrirter Osmiumsäure injicirt; die Herzen wurden dann geöffnet, gewässert und nach vorheriger Färbung in Glycerin eingelegt. An so behandelten Präparaten hat HERRMANN festgestellt, dass das Herz von zwei über einander liegenden Membranen gebildet wird: einer äußeren

[1] Comptes rendus des Séances et Mémoires de la Société de Biologie. 1882. — G. HERRMANN, Sur la Structure du Coeur et du Pericarde chez les Ascidies simples.

muskulösen Schicht, aus einer einzigen Lage sehr feiner, cirkulär gelegener Fasern bestehend und einer inneren zarten, homogenen Membran. Die Muskelelemente haben die Gestalt kleiner, etwas abgeplatteter und gestreifter Cylinder, die 1—2 μ breit sind, je nachdem, ob man sie im Stande der Ruhe oder der Kontraktion antrifft. An der äußeren Seite der Muskelfasern hat der Autor zahlreiche runde oder ovoide Kerne gesehen, deren jeder von granulirt erscheinendem Protoplasma umgeben war. HERRMANN betrachtet diese zelligen Gebilde als die Reste der primitiven Muskelzellen, aus denen die Fibrillen hervorgegangen sind. In den isolirten Fibrillen wechselten dunkle Scheiben mit hellen Zwischenräumen ab.

Die innere, die Herzhöhle begrenzende Membran, die sich auch in die Gefäße fortsetzen soll, hat der Verfasser transparent und frei von Kernen gesehen.

Das Herz ist von einem sehr zarten und transparenten Herzbeutel eingehüllt, dessen innere Seite eine epitheliale Auskleidung nicht besitzt, während die äußere Seite ein plattes Epithel aufweist, dessen Zellen durch Behandlung mit Silbernitrat deutlich hervortreten.

ROULE[1] vergleicht die Form des *Ciona*-Herzens mit der einer Gabel mit zwei Zinken oder eines Ankers. Das Herz beschreibt er als cylindrisches Rohr, dessen Lumen in seiner ganzen Ausdehnung dasselbe ist; es liegt in Form eines V in der Pericardialhöhle. Bei Beibehaltung des Vergleiches mit einer Gabel ist das Herz in deren Stiele zusammengekrümmt, jede seiner gleichen Hälften erstreckt sich in eine der Gabelzinken.

Die Krümmung des Herzens ist bei den älteren Individuen scharf ausgeprägt; sie ist es desto weniger, je jünger das Individuum ist. Das Pericard inserirt sich an den Herzenden in Form eines Ringes. An der inneren Seite des Pericards ist das Herz in seiner ganzen Länge mit einem sehr schmalen Insertionsstreifen befestigt derart, dass die größere Partie der Herzwand frei in der Pericardialhöhle liegt.

ROULE hat die Histologie des Herzbeutels und des Herzens sorgfältig untersucht, auch ihm ist es nicht gelungen die zum Theil sehr komplicirten Verhältnisse richtig zu deuten. Bei der Untersuchung des Pericards hat er Epicard resp. die Wandung der Perivisceral-

[1] LOUIS ROULE, Recherches sur les Ascidies simples des côtes de Provence. Annales du Musée d'histoire naturelle de Marseille. Zoologie. Tome II. Memoire No. I. 1884. p. 116.

höhlen und Pericard nicht aus einander gehalten, sondern beide als Herzbeutelwandung beschrieben. In Fig. 16 seiner Abhandlung, die einem Schnitte durch das Pericard gleichen soll, sieht man zwei durch Bindegewebe und zahlreiche Blutgefäßsinus getrennte Membranen, die jede ein einschichtiges Endothel darstellen sollen; die Zellgrenzen hat ROULE durch Imprägnirung mit Silbernitrat sichtbar gemacht. In der Zeichnung sind die Zellen nur angedeutet; nach der Beschreibung soll das Endothel auf beiden Seiten gleich sein.

Die Herzwand besteht nach ROULE aus zwei Schichten: einer inneren, elastischen Membran und einer äußeren, dicken, muskulösen Schicht. Diese letztere soll die Kontraktionen des Herzens bewirken, während die erstere das kontrahirte Herz wieder in die ursprüngliche Lage zurückbringen soll. Die Muskelfibrillen stehen in einer Schicht in der Längsrichtung des Herzens, sie sind sehr zart und fein gestreift. Die beiden Schichten der Herzwand lässt ROULE von je einem Endothelblatte bedeckt sein. Das innere Endothelblatt, das direkt vom Blute bespült wird, hat der Autor nur bei Imprägnation mit Silbernitrat gesehen. Das außerhalb der Muskelfibrillen gelegene, also der Pericardialhöhle zugekehrte Endothel soll von reichlich dicken, großen Zellen gebildet werden, die mit einem schwer färbbaren Kerne ausgestattet sind. ROULE weist darauf hin, dass diese Zellen nicht immer den verschiedenen Kontraktionsverhältnissen des Herzens zu folgen vermögen und dann ovoide oder cylindrische Gestalt annehmen und außerhalb des Muskelstreifens stark hervortreten.

Auf Fig. 54 giebt ROULE eine Abbildung der nicht kontrahirten, auf Fig. 55 eine solche der kontrahirten Herzwand. Ich bin genöthigt, auf diese Abbildungen später zurückzukommen.

ROULE tritt der von VAN BENEDEN geäußerten Ansicht, dass die Herzwand der Ascidien, wie dieser Forscher es bei der *Perophora* gefunden hat, aus einer Lage von Zellen besteht, mit Nachdruck entgegen; auch ist er nicht geneigt, als Konsequenz seiner irrthümlichen Meinung über den Bau des Pericards, das Herz als dessen viscerales Blatt anzusehen, er betrachtet es als einfache Faltung des »inneren Blattes des Pericardiums«.

Nach demselben Verfasser ist das Herz der *Ciona* als ein besser ausgebildeter Theil eines Blutsinus anzusehen, dessen Wandung weit zahlreichere Fibrillen enthält, als die irgend eines anderen Gefäßes.

»Le coeur n'est en réalité qu'une partie de ce sinus branchial inférieur ou branchio-cardiaque, entourée par le péricarde et un peu

plus différencié que les autres conduits sanguins afin de mieux accomplir la fonction à laquelle il est destiné.«

Diese Annahme müsste die Schlussfolgerung zulassen, dass das Herz ohne Grenze in die Gefäße übergeht.

Auch den in der Pericardialhöhle gelegenen weißlichen Körper hat Roule näher beschrieben. Er sagt darüber:

»Die die Pericardialhöhle erfüllende Flüssigkeit enthält eine große Anzahl von körperlichen Elementen, und der in ihr gelegene weißliche Körper ist nichts Anderes als eine mehr oder weniger voluminöse und unregelmäßige Ansammlung dieser körperlichen Elemente. Der Körper flottirt frei in der Leibeshöhle und schwankt nach allen Richtungen, indem er den Bewegungen folgt, die durch die Herzkontraktionen in der Pericardialflüssigkeit hervorgerufen werden. Es ereignet sich bisweilen, dass er sich während einer gewissen Zeit an die Wand des Herzens oder die des Pericards anlegt, aber eine stärkere Kontraktion genügt immer, ihn loszulösen.«

Die in der Pericardialhöhle sich findenden körperlichen Elemente beschreibt Roule als kleine Zellen, die theils frei vorkommen, theils in Gruppen von sehr verschiedener Größe vereinigt sind. Der Verfasser hebt hervor, dass die Zellen nach dem Absterben sehr leicht deformirt werden. Er hat sie in den verschiedensten Formen angetroffen, als größere und kleinere Zellen, rund, häufig ohne Kern, frei oder in Häufchen vereinigt, größere runde Zellen mit Einschlüssen, Spindelzellen und hantelförmige Zellen.

Über ihre Herkunft giebt Roule an, dass sie entweder als Blutkörperchen während des Larvenstadiums in die Pericardialhöhle eingewandert sind oder dass sie mit Rücksicht auf ihre Ähnlichkeit mit den Zellen des Pericards und denen des »äußeren Endothelblattes der Herzwand« von diesen Zellschichten abstammen und beim Stoßen des Herzens gegen das Pericard abgelöst werden. Sie sollen dann in die Pericardialhöhle gelangen und bisweilen sich zu Gruppen vereinigen. Aus der Vereinigung solcher Zellgruppen soll der weißliche Körper hervorgehen.

Diese Vermuthung würde auch damit übereinstimmen, dass der Körper mit dem zunehmenden Alter der Cionen voluminöser wird.

Wenn wir das *Ciona*-Herz mit einer V-förmigen Schlinge, deren freie Enden divergiren, vergleichen, dann liegt der zusammengebogene Theil dieser Schlinge in dem Raume zwischen Magen und Kiemendarm, in dem er etwas schräg nach dem vorderen Körperende zu von der rechten Körperseite aus sich hineinerstreckt. Die diver-

girenden freien Enden der Schlinge bezeichnen die Lage der Herzostien. Das hypobranchiale Herzostium hat seine Lage am Endtheil der Hypobranchialrinne, das viscerale an der vorderen Magenkrümmung.

Man muss sich das *Ciona*-Herz als eine an den Enden blindgeschlossene Röhre vorstellen, die an ihrer dorsalen Seite tief eingestülpt ist. Durch diese Einstülpung wird in der bekannten Weise das Myocard gebildet. Dieses wird eben so wie bei den Salpen durch den visceralen Theil, das Pericard der *Ciona* durch den parietalen Theil des der Länge nach eingestülpten Rohres dargestellt. Biegt man dieses an der der Einstülpung entgegengesetzten Seite in seiner Mitte zusammen, so dass die beiden Schenkel von der Umbiegungsstelle aus eine Strecke neben einander verlaufen, an ihren freien Enden aber aus einander weichen, dann erhält man die Form des *Ciona*-Herzens, wenn man das Pericard von der unteren Seite aus nicht mit in die Biegung hineintreten lässt, sondern es sich hier ganz erheblich verkürzt denkt. Nach den Zeichnungen 61, 62 und 68 der Roule'schen Arbeit kann man sich leicht über die Lageverhältnisse orientiren.

Einen Querschnitt durch das Herz in seinem schlingenförmigen Theile zeigt Fig. 17, Taf. XXX. *hz* bezeichnet die Wandungen der beiden neben einander laufenden Herzschenkel, die bei *hzr* in das Pericard *pk* übergehen. *hzr* bezeichnet demnach die Einstülpungsstellen des primären Pericardialrohres.

Außerhalb des Pericards erblickt man das Epicard *ep*. Das Epicard der *Ciona* ist, wie Damas[1] festgestellt hat, dem Epicard der übrigen Ascidien homolog. Es tritt bei der *Ciona* in Form der beiden Perivisceralhöhlen auf, die mit dem Kiemendarme in Kommunikation stehen. Die rechte Perivisceralhöhle hat die Form eines Spaltes zwischen Magen, Pericardialsack und Körperwand, die linke Perivisceralhöhle umschließt die Eingeweide. Da, wo die beiden Höhlen an einander stoßen, lassen sie einen Spalt zwischen sich, in dem das Herz seine Lage hat.

Die Herzwand.

Schnitte durch die Herzwand zeigen die Figg. 18, 19 und 20, Taf. XXX. Man sieht hier ein ähnliches Bild wie bei den Querschnitten durch das Salpenherz. Auch bei der *Ciona* zerfällt das

[1] D. Damas, Les formations épicardiques chez Ciona intestinalis. Archive de Biologie. Tome XVI. 1899.

Myocard in einen dem Herzlumen zugewandten fibrillären und einen der Pericardialhöhle zugekehrten sarcoplasmatischen Zelltheil. Die Fibrillen treten mit besonderer Deutlichkeit auf. Man erblickt sie als feinste, meist parallel, häufig auch etwas gekrümmt neben einander stehende Stäbchen, die bei Anwendung schwächerer Vergrößerungen homogen erscheinen, bei stärkerer Vergrößerung aber eine weitere Differenzirung erkennen lassen. Das Sarcoplasma zeichnet sich durch einen größeren Reichthum an Kernen aus wie das der Salpen. Je nach dem Kontraktionszustande der Herzwand sieht man es in verschiedener Form. Auf Fig. 18, einem Querschnitte durch die Umschlagsstelle des Herzens in das Pericard, ist die in der Figur nach oben liegende Herzwand nicht kontrahirt, die unten liegende kontrahirt. Erstere würde demnach der Fig. 54 (ROULE) entsprechen müssen. Die vier Schichten, die ROULE hier erkennen konnte, wird man auf meiner Abbildung vergeblich suchen. Die von ihm beschriebene äußere Endothellage (couche endothéliale externe, ROULE) entspricht dem von ROULE nicht richtig gedeuteten Sarcoplasma der Herzmuskelzellen, die Fibres musculaires (ROULE) dem fibrillären Theile der Herzwand.

Der Forscher hat die dritte Schicht (Tissu conjonctif) und das Endothélium interne unter der Fibrillenschicht, der Herzhöhle zugekehrt liegend, erstere als schmale Schicht mit zarten Cirkulärfasern, letztere als einfachen Kontour, in seiner Fig. 54 eingezeichnet. Beide Schichten habe ich nicht aufgefunden. Wohl scheint ein zarter Kontour auf Querschnitten die Fibrillen von der Herzhöhle abzusondern, eine Erscheinung, die jedenfalls auf Kosten der Präparation zu setzen ist.

Die untere Herzwand *hz* der Fig. 18 müsste ROULE's Abbildung Fig. 55 entsprechen. Der Verfasser führt seine vier Herzwandschichten hier mit größerer Deutlichkeit vor. Beobachtet man indess die nach meinen Präparaten angefertigte Zeichnung, dann sieht man, wie die Fibrillenschicht sich auch hier nur dem sarcoplasmatischen Zelltheile gegenüber befindet. In diesem treten die Zellgrenzen zum Theil deutlich hervor. Von dem »Tissu conjonctif« und dem »Endothélium interne« ist auch hier nichts zu bemerken.

Ein Flächenpräparat der Herzwand zeigt Fig. 23, Taf. XXX. Man sieht hier zahlreiche, ziemlich parallel neben einander laufende Fibrillen, die sich durch außerordentliche Länge auszeichnen. Hin und wieder erblickt man ihre Endigung. Sie sind deutlich quergestreift und verlaufen in der Längsrichtung des Herzens. Die die Querstreifung bedingende anisotrope Substanz wechselt mit der hel-

leren isotropen Snbstanz regelmäßig ab. Die anisotropen Querscheibchen bilden mit denen der Nachbarfibrillen Querreihen, die zu einander ebenfalls nahezu parallel verlaufen. In jeder Fibrille erscheint die doppelt lichtbrechende Substanz in der Fibrillenlängsrichtung getheilt. Diese Theilung, deren Vorkommen in den Muskeln des Ruderschwanzes der Appendicularien von mir citirt wurde (p. 438), ist auch bei der *Ciona* der Ausdruck einer Spaltung der Fibrillen oder Doppellamellen in zwei Einzellamellen. Dass diese Spaltung nicht bloße Theorie ist, sondern auch mikroskopisch nachgewiesen werden kann, geht daraus hervor, dass ich bei der *Ciona* an verschiedenen Stellen im Schnitte Einzelfibrillen getroffen habe, deren Einzellamellen an den Enden divergirten.

Fig. 24, Taf. XXX, zeigt die Fibrillen bei Ölimmersion $^1/_{12}$ im Flächenpräparate.

Eine zusammenhängende Endothelschicht, wie sie ROULE beschrieben hat, ist auch auf Flächenpräparaten nirgend über der Fibrillenschicht, also der Herzhöhle zu gelegen, nachzuweisen. Wohl findet man hier und da eine Blutzelle, die dank ihrer amöboiden Bewegungsfähigkeit sich ausgebreitet hat und dem Myocard aufliegt. Solch eine Zelle ist auch auf Fig. 23, Taf. XXX, eingezeichnet. Wie das Endothel der Blutbahnen müsste auch ein Endothel innerhalb des *Ciona*-Herzens von denselben amöboiden Blutzellen aus seinen Anfang nehmen. Die wenigen dieser Zellen aber, die man auf der Herzwand erblickt, können auf den Namen eines Endothels unmöglich Anspruch machen.

Auf dem Präparate Fig. 23 liegen unter den Fibrillen zahlreiche Kerne, die zum Sarcoplasma der Herzmuskelzellen gehören. Im Bereiche des sarcoplasmatischen Zelltheiles lassen sich die Grenzen des Herzmuskelepithels noch erkennen, das aus rundlich-polygonalen, in Reihen liegenden Zellen zusammengesetzt ist. In der fibrillären Zellschicht sind die Zellgrenzen verloren gegangen.

Die schematische Zeichnung Fig. 37, Taf. XXXI, die ich schon zur Erläuterung des Baues der Herzmuskelfibrillen der Salpen herangezogen habe, soll auch bei der *Ciona* den komplicirten Bau des kontraktilen Herztheiles verständlich machen.

Zunächst weise ich auf den principiellen Unterschied in der Lage der Fibrillen bei den Salpen und bei der *Ciona* hin: bei den Salpen verlaufen die Fibrillen quer, bei der *Ciona* parallel zur Längsachse des Herzens.

Die Flächenansicht der Fibrillen würde auch bei der *Ciona*

durch die Seite *a* des Kästchens, die zwei Fibrillen mit je zwei Einzellamellen enthält, angedeutet werden. Die Querstreifung der einzelnen Lamellen ist dieselbe wie bei den Salpen. Die helle Linie, die die beiden Einzellamellen trennt, kann man bei der *Ciona* auch auf Fibrillenquerschnitten (cf. Seite *b* des Kästchens), also auf Querschnitten durch die Herzwand erkennen. Fig. 19, Taf. XXX, ist ein Transversalschnitt durch das Myocard bei Ölimmersion. Man erkennt hier, wie die Fibrillen, die bei schwächerer Vergrößerung als homogene Stäbchen erscheinen, jetzt erkennen lassen, dass sie durch mehrere helle Querlinien in Einzelkörperchen zerfallen. Außerdem erblickt man in den Fibrillen eine helle Längslinie, die, wie schon erwähnt, der Trennungslinie in der Doppellamelle entspricht.

Jede dunkle Querscheibe einer Lamelle setzt sich demnach wie bei den Salpen in Gestalt einer aus mehreren Einzelkörperchen zusammengesetzten Reihe nach dem Sarcoplasma hin fort. Auf einem Längsschnitte durch die Herzwand, der auch die Fibrillen der Länge nach trifft (cf. Seite *c* des Kästchens), sieht man die reihenweise Lagerung der Einzelkörperchen, die auf Fig. 20, Taf. XXX, bei Ölimmersion gezeichnet, ebenfalls hervortritt. Auch bilden wie bei den Salpen die Einzelkörperchen im Längsschnitte der Fibrillen Längsreihen, die parallel zur endocardialen Herzwandfläche verlaufen. Auch bei der *Ciona* bilden die im Längsschnitte getroffenen Fibrillen eine scharf vom Protoplasma gesonderte Schicht, während die quergetroffenen Fibrillen sich nicht als gemeinsame Lage, sondern einzeln vom Sarcoplasma abheben.

Längsschnitte durch die Herzwand der *Ciona* geben demnach ein ähnliches Bild wie Querschnitte durch die der Salpen, während Querschnitte durch das *Ciona*-Herz bezüglich des Baues der Fibrillen mit den Längsschnitten durch das Salpenherz übereinstimmen.

Ich möchte auch hier annehmen, dass die Doppellamellen durch Sarcoplasma von einander getrennt sind. Sie bilden zwei durch Kittsubstanz verbundene Einzellamellen, die nur aus kontraktiler und aus Zwischensubstanz bestehen. Desshalb erscheint bei der *Ciona* auf Herzlängsschnitten die Fibrillenschicht vom Sarcoplasma scharf getrennt, während quer getroffene Fibrillen sich einzeln in den sarcoplasmatischen Zelltheil hinein erstrecken.

Das Pericard.

Das Pericard weicht in seinem histologischen Bau von dem der Salpen nicht ab. Es bildet wie bei diesen auch bei der *Ciona* ein

einschichtiges, stellenweise stark abgeplattetes Epithel, dessen Zellen bei Flächenansicht sechseckige oder polygonale Form zeigen. Das Pericard ist die äußere nicht eingestülpte Wand der ursprünglich cylindrischen Herzanlage. Die eingestülpte Wand repräsentirt das Myocard. Dieses geht daher an der Einstülpungsstelle, die in Gestalt eines schmalen Streifens an der konvexen Seite der Herzschlinge verläuft, in das Pericard über. Ein derartiger Übergang ist im Querschnitte auf Fig. 18, Taf. XXX wiedergegeben. Man erkennt, wie die Herzhöhle durch ein zartes Gewebe verschlossen wird, das zwischen den Umschlagsrändern des Herzens und des Pericards einerseits und dem Epicard andererseits seine Lage hat. Dieses Gewebe enthält an verschiedenen Stellen spindelförmige Bindegewebszellen, die häufig mit langen Fortsätzen versehen sind, ferner zarte Fasern, die als Bindegewebsfibrillen zu deuten sind. Hin und wieder begegnet man in dem Mesenchymgewebe einem kleineren oder größeren Blutsinus, dessen endotheliale Wand häufig sehr hübsch erkennbar ist. Dieses Gewebe, das also bindegewebige Elemente und Blutsinus enthält, füllt auch den übrigen Raum zwischen Pericard und Epicard aus. Fig. 22, Taf. XXX, ist ein Flächenpräparat des Pericards. Das Epicard ist ebenfalls ein einschichtiges Epithel, wie es auf Fig. 18, 21 und 25, Taf. XXX, gezeichnet ist. Die Zellgrenzen des Pericards waren bei Anwendung der gewöhnlichen Färbemittel zu erkennen, die des Epicards traten bei Methylenblaufärbung hervor.

Fig. 16 in ROULE's Recherches ist ein Schnitt durch eine »Lame mésentérique«. Von dieser soll die Struktur des Pericards sich in nichts unterscheiden, und verweist ROULE ausdrücklich auf diese Abbildung. Die beiden Membranen an den Außenseiten entsprechen Pericard und Epicard, das zwischen ihnen liegende Gewebe dem eben beschriebenen mesenchymatischen Gewebe. ROULE hat den Irrthum begangen, dass er die beiden Membranen als Pericard zusammengefasst hat.

Die Gefäßostien.

Wie aus ROULE's Darlegungen, der das *Ciona*-Herz für ein erweitertes und besser mit muskulösen Elementen ausgestattetes Gefäß hält, zu folgern ist, gehen Gefäße und Herz ohne Grenze in einander über.

Diese Ansicht wird schon auf Grund der entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge widerlegt. Wenn das Herz durch Einstülpung des primären Pericardialrohres entstanden ist, dann bildet sich, da die

Einstülpung bis an die Enden des Rohres geht, jederseits eine Öffnung, die beiden Herzostien. An diesen Stellen gehen Herz und Pericard ebenfalls in einander über, folglich ist die Pericardialhöhle allseitig geschlossen.

An die Herzostien tritt jederseits ein Gefäßstamm, den ich eben so wie bei den Salpen als hypobranchialen und visceralen Gefäßstamm bezeichne. Die Art und Weise, wie beide mit dem Herzen in Verbindung treten, ist aus Fig. 25, Taf. XXX, ersichtlich, die nach einem Längsschnitte durch das hypobranchiale Herzende gezeichnet ist. *hz* bezeichnet das Myocard, *pk* das Pericard, *ep* das Epicard; *pkh* ist die Pericardialhöhle. Der Übergang der Herzwand in das Pericard tritt deutlich hervor. Das Endothel *et* des an das Herzende herantretenden Gefäßes legt sich innig an die Herzwand an, trotzdem ist mit aller Deutlichkeit zu erkennen, dass beide scharf von einander getrennt sind, wie es die entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse gar nicht anders erwarten lassen.

Auf Schnitten durch die Gefäßwand findet man häufiger Stellen, die frei von Endothelzellen sind, ein Beweis, dass das Gefäßendothel nicht überall eine einheitliche Epithellage bildet. Der eben beschriebene Schnitt lässt auch erkennen, dass das Gefäßendothel in die Herzhöhle sich nicht fortsetzt.

In der Umgebung des Gefäßendothels vor dessen Vereinigung mit dem Herzen finden sich kontraktile Fasern mit feinster fibrillärer Punktirung, und hier und da auch Spindelzellen.

Auf Fig. 25, Taf. XXX, ist ein Stück der epicardialen und pericardialen Wandung fortgelassen, damit der weitere Verlauf dieser beiden Membranen eingezeichnet werden konnte. Man sieht, wie beide etwas weiter vom Herzen entfernt neben einander verlaufen und durch zartes Mesenchymgewebe, in dem Fibrillen und Spindelzellen ebenfalls nachweisbar sind, getrennt erscheinen.

Das Auftreten der kontraktilen Fasern in der Wandung der an das Herz herantretenden Blutgefäße hat ROULE auch wohl verleitet, Herz und Gefäß als ein einheitliches Rohr anzusehen und eine Grenze zwischen beiden in Abrede zu stellen.

Was bei der im Vergleich zum Salpenherzen veränderten Lage der Herzmuskelfibrillen der *Ciona* die Thätigkeit des Herzens anbelangt, so liegen leider ähnliche Beobachtungen, wie sie SCHULTZE am Salpenherzen gemacht hat, nicht vor. Eine eben so exakte Untersuchung würde auch bei den größeren Exemplaren unausführbar sein. Aus der Lage der Fibrillen ist indess darauf zu schließen, dass die

Pulsation des *Ciona*-Herzens in Form peristaltischer Bewegungen erfolgt, die durch die kontraktilen Gefäßwandungen eine weitere Unterstützung erfahren.

Die Pericardialdrüse.

Der von ROULE und HELLER beschriebene »weißliche Körper« im Pericardialraume der *Ciona* ist von mir nicht bei sämmtlichen daraufhin untersuchten Exemplaren aufgefunden. Ich pflichte desshalb der Auffassung HELLER's, dass er »fast regelmäßig« vorkommt, bei.

Man findet ihn nicht in allen Fällen an der von HELLER beschriebenen Stelle zwischen den Herzschenkeln in der Pericardialhöhle, sondern wohl eben so häufig in den seitlichen Theilen des Herzbeutels. Er ist weder mit der Herzwand noch mit der Pericardialwand verbunden; durch Schütteln des Herzens kann man ihn hin- und herbewegen.

Die äußere Gestalt des fraglichen Körpers habe ich nicht so gefunden, wie sie HELLER gezeichnet hat. Anscheinend sind dessen Abbildungen nach lebenden Objekten angefertigt, während mir nur konservirtes Material zur Verfügung stand. An diesem konnte ich feststellen, dass der Körper meist ovoide Gestalt hat, und dass seine Oberfläche nicht glatt, sondern zerklüftet erscheint. Er besitzt ungefähr die Größe eines Stecknadelknopfes, seine Farbe ist graulichweiß. Auf Schnitten durch den Körper sieht man, dass er von einer zusammenhängenden Membran nicht umgeben ist. Man erblickt wohl hin und wieder zarte membranartige Ausbreitungen an seiner Außenfläche, die sich aber immer nur über kürzere Strecken verfolgen lassen. Innerhalb des Körpers treten größere, fast zellfreie Hohlräume auf. Die den ersteren zusammensetzenden Zellen sind außerordentlich verschieden. Man sieht zunächst zahlreiche runde Zellen mit großem Kerne, dessen Nucleolus und Chromosome deutlich erkennbar sind. In dem Protoplasma erblickt man zahlreiche Einschlüsse, die das Aussehen feinster Fetttröpfchen haben (Fig. 26*a*, Taf. XXX). Ferner trifft man zahlreiche Zellen an, die an Stelle der tröpfchenartigen Einschlüsse mit größeren Vacuolen ausgestattet sind (Fig. 26*d*). Dann wieder kommen Zellkonglomerate vor, daran kenntlich, dass mehrere Kerne in eine größere Protoplasmamasse eingebettet sind, ohne dass die Zellgrenzen hervortreten. Das Protoplasma enthält ebenfalls zahlreiche bläschenförmige Einschlüsse. In den Kernen dieser Konglomerate (Fig. 26*h*) ist die feinere Struktur meist nicht mehr deutlich.

Andere Zellen sieht man im Stadium der Karyokinese, die Tochterplatten haben sich bereits aus den Chromosomen der Kerne differenzirt (Fig. 26 *c*). Weiterhin findet man auch vereinzelt auftretende phagocytäre Zellen, deren Kern an die Peripherie gerückt ist, und die in ihrem Inneren andere Zellen, die sich meist im Stadium der Degeneration befinden, aufgenommen haben (Fig. 26 *b*). Außer diesen fällt die große Menge spindelförmiger Zellen auf (Fig. 26 *e*). Diese enthalten in der Mitte, woselbst sie nach einer Seite stark aufgetrieben erscheinen, einen großen Kern mit deutlichem Kernkörperchen und deutlichen Chromosomen. An einer Seite haben diese Zellen Fibrillen ausgebildet, die in den spindelförmigen Zellenden sich durch die ganze Protoplasmamasse erstrecken. Diese Fibrillen stehen neben einander, meist parallel, einige aber auch in schräger Richtung. Sie treten bei Untersuchung mit den gewöhnlichen Trockenlinsen nicht hervor, erst bei Anwendung der Ölimmersion. Bei Benutzung schwächerer Oculare erscheinen die Fibrillen als homogene Stäbchen; bei Ocular II (Seibert) und Ölimmersion 1/12 kann man aber erkennen, dass sie aus mehreren, meist zwei bis drei in einer Reihe liegenden Einzelkörperchen zusammengesetzt sind.

Zuletzt sind in dem »weißlichen Körper« Kanäle bemerkenswerth. Sie haben ein deutliches, aber verhältnismäßig enges Lumen, das von kubischen Zellen begrenzt wird. Dieses kubische Epithel ist einschichtig, einzelne seiner Zellen zeigen Einschlüsse. Fig. 26 *f* zeigt einen Kanal im Querschnitte, Fig. 26 *g* im Längsschnitte.

Dieerwähnten verschiedenartigen Zellformen habe ich in dem »weißlichen Körper« einer erwachsenen *Ciona* gefunden. In den übrigen Theilen der Pericardialhöhle fand ich bei derselben Form an mehreren Stellen freie rundliche Zellen mit großem Kerne.

Bei einer ca. 2 cm langen *Ciona* war der fragliche Körper ebenfalls vorhanden. Auch hier bildete er ein Konglomerat von Zellen, dem eine membranartige Begrenzung fehlte. Die eben beschriebenen Kanäle habe ich bei dem jüngeren Exemplar nicht gefunden, wohl aber zahlreiche rundliche Zellen mit Kern und eben so zahlreiche Spindelzellen, die gleichfalls mit typischen Muskelfibrillen ausgerüstet waren.

Viel häufiger wie beim erwachsenen Thier sah ich bei der Jugendform in den übrigen Theilen der Pericardialhöhle freie Zellen, die als Rund- und Spindelzellen erschienen. Mehrere von ihnen fanden sich häufig zu kleineren Päckchen vereinigt.

Eine $2^{1}/_{2}$ mm lange *Ciona* wurde ebenfalls auf das Vorhandensein

des weißlichen Körpers untersucht. Man sah bei diesem Exemplar, dessen Herz noch cylindrische Form hatte, aber bereits in Pericard und Myocard durch die Einstülpung der dorsalen Seite gesondert war, meist mit der Pericardialwand in Verbindung zahlreiche kleinere Zellanhäufungen, deren Histologie leider nicht zu ermitteln war. Es scheint nämlich, als ob die den Körper zusammensetzenden Zellen außerordentlich empfindlich sind, so dass Roule mit seiner Behauptung, dass die Zellen beim Absterben leicht deformirt werden, Recht haben dürfte. Ich habe unter mehreren erwachsenen Cionen, die äußerst sorgfältig konservirt waren, nur bei zwei Exemplaren tadellos erhaltene Zellen gesehen. Die Zellen in der Pericardialhöhle der eben angeführten ganz jungen *Ciona* scheinen solch einer Deformirung leider auch zum Opfer gefallen zu sein. Trotzdem mag der Befund dazu dienen, zur Entwicklungsgeschichte dieses Körpers einen wichtigen Beitrag zu liefern.

Roule's Ansichten über die Entstehung des Körpers habe ich p. 468 schon erwähnt.

Die bei der Untersuchung der Pericardialhöhle der beiden jugendlichen Cionen gefundenen Resultate sprechen dafür, dass der Körper nicht als einheitliche Zelllage entsteht, deren weiteres Wachsthum durch Theilung der einzelnen Zellen bedingt ist. Denn bei beiden Exemplaren habe ich in der Herzbeutelhöhle zerstreut liegend so viele einzelne Zellen und Zellhäufchen gefunden, dass die Annahme, der Körper setzt sich aus ihnen zusammen, hohe Wahrscheinlichkeit hat.

Bei der Erforschung der Herkunft dieser Zellen könnte man zunächst die Möglichkeit ins Auge fassen, dass sie Blutzellen sind, die Dank ihrer amöboiden Bewegungsfähigkeit die Pericardialwandung passirt haben. Ein ähnlicher Vorgang ist das Durchwandern von Mesenchymzellen durch die ektodermale Körperoberfläche in den Cellulosemantel. Viel plausibler erscheint jedoch die auch von Roule betonte Möglichkeit, dass die Zellen als Abkömmlinge der pericardialen oder der Herzwandzellen zu betrachten sind.

An Stelle der Herzwand nennt Roule hier irrthümlich das äußere Endothel des Myocards.

Zweifellos sind die spindelförmigen Muskelzellen in dem »weißlichen Körper« Abkömmlinge der Herzmuskelzellen. Entweder hat sich bei den Kontraktionen der Herzwand nur das Sarcoplasma mit dem Kerne abgelöst und die Fähigkeit bewahrt, Muskelfibrillen auszubilden oder Theile der Fibrillenschicht wurden ebenfalls mit abgestoßen.

Die runden Zellen entstammen jedenfalls dem Pericard.

Beide Zellformen scheinen leicht zu degeneriren; daneben können, wie die indirekten Kerntheilungsfiguren beweisen, einzelne am Wachsthume des »weißlichen Körpers« sich betheiligen.

Der Annahme Roule's, dass die vom Myocard und Pericard abgestoßenen Zellen Anfangs frei in der Leibeshöhle flottiren und sich dann zusammenballen, trete ich ebenfalls bei.

Eine auffallende Erscheinung, die etwas Licht über die Funktion des räthselhaften Körpers verbreitet, ist das Vorkommen der oben geschilderten Kanäle. Die mit einem einschichtigen, kubischen Epithel bekleideten Lumina, deren Wandzellen häufig Einschlüsse enthalten, sind, obgleich sie nur vereinzelt auftreten, als Drüsenkanäle anzusprechen. Nach diesen Kanälen möchte ich auch den Körper als Drüse und seiner Lage wegen als »Pericardialdrüse« bezeichnen.

Die Ausbildung der drüsigen Gänge scheint erst beim erwachsenen Thiere zu erfolgen.

Was die Funktion der Muskelzellen in der Pericardialdrüse anbelangt, so kann ich leider darüber eine befriedigende Aufklärung nicht geben. Wenn Heller das Aus- und Einziehen von Fortsätzen beim lebenden Thiere beobachtet hat, dann würde diese Bewegung vielleicht als Folge der Thätigkeit jener Zellen betrachtet werden können.

Das Vorkommen von Drüsenzellen in der Pericardialhöhle erwähnt Seeliger[1] bei der Beschreibung des Herzens der Fritillarien: »Bei *Fritillaria* liegt rechts und links je eine außerordentlich große Terminalzelle, deren Plasma sehr intensiv färbbar, deren Kern groß und bläschenförmig ist.« Offenbar sind die beiden Terminalzellen Drüsenzellen; auch im Pericardium von *Oikopleura* scheinen nach Seeliger sekretorische Elemente eingestreut zu sein.

II. Die Entwicklung des Herzens beim Embryo der Salpa democratica.

Die Anschauungen der Autoren über die Entstehung des Herzens bei den Salpenembryonen weichen in mehreren Punkten von einander ab.

Kowalewsky[2] hat gefunden, dass zwischen Ektoderm und

[1] O. Seeliger, Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs.

[2] A. Kowalewsky, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Tunicaten. (Vorläufige Mittheilung.) Nachr. von der K. Gesellschaft der Wissenschaften und der Georg-August's Universität. Göttingen 1868. p. 401.

Entoderm drei Zellhaufen auftreten, deren vorderer die Anlage des Nervensystems, deren zweiter die Anlage der Kloake darstellt, während der dritte zum Eläoblast wird. Später hat er noch zwei Zellhaufen gesehen, von denen der eine etwas seitlich gelegene die Pericardialanlage abgeben soll. Das Herz leitet KOWALEWSKY aus dem dritten Zellhaufen ab. Diese etwas unklaren Angaben lassen immerhin erkennen, dass KOWALEWSKY einen mesodermalen Ursprung des Salpenherzens beobachtet hat.

Derselben Ansicht war TODARO[1]: »I muscoli, il cuore ed i vasi sanguigni si sviluppano del mesoderma.«

SALENSKY[2], der speciell die Entwicklung des Embryos der *Salpa democratica* studirt hat, hat schon in den ersten Entwicklungsstadien das Auftreten des Herzens gesehen. Er erwähnt, dass es nebst Pericard aus dem mittleren Keimblatte entsteht, »das aus zwei lateralen, dem unteren Keimblatte ganz dicht anliegenden Platten besteht. Auf der rechten Seite setzt sich die rechte Platte des Mesoderms etwas nach hinten fort und überragt selbst das hintere Ende der Athemhöhlenwandung und eben dieser Theil ist es, aus welchem das Herz seinen Ursprung nimmt. Nach oben ist dieser Theil etwas verdickt, nach unten erscheint derselbe so umgerollt, dass er in einen hohlen, ellipsoiden Sack sich verwandelt. Dieser Sack stellt nun die Anlage des Pericardiums dar. Er hat seine Stelle unter der Anlage des Darmkanals und ist nach allen Seiten hin vollkommen geschlossen.« SALENSKY hebt hervor, dass die obere Wand der Pericardialanlage, also die der Athemhöhle anliegende, etwas verdickt ist. Diese Verdickung soll die Anlage des Herzschlauches sein. Die Herzanlage selbst ist demnach zunächst ein solider Körper, in dessen Inneren sich weiterhin eine Höhle bildet, die den früheren soliden Zellhaufen in den Herzschlauch verwandelt. Die Herzanlage soll zu gleicher Zeit ihre Lage verändern, sie weicht von der Richtung der Körperlängsachse ab und stellt sich quer zu ihr.

Weiter unten schreibt SALENSKY, dass, wenn man die obere Hälfte des Embryos abschneidet, man sich überzeugen kann, dass das mittlere Keimblatt sich nach hinten in den Pericardialschlauch fortsetzt und dass in diesem, dem Entoderm anliegend, das Herz gelegen ist. Eine Abbildung eines Embryos, dessen Rückenfläche in der eben an-

---

[1] Sopra lo sviluppo e l'anatomia delle Salpe. Memoria del Dott. FRANCESCO TODARO. 1875. p. 753.

[2] SALENSKY, Über die embryonale Entwicklungsgeschichte der Salpen. Diese Zeitschr. Bd. XXVII. 1876. p. 200.

gedeuteten Weise entfernt wurde, giebt SALENSKY auf Fig. 29. Hierzu bemerkt er, dass »die dem unteren Keimblatte anliegende und aus cylindrischen Zellen bestehende Wand des Herzens nach hinten in die Zellenwand des Pericardiums übergeht. Die Wand des Herzschlauches, welche in die Pericardialhöhle hineinragt, besteht aus zweierlei Elementen, von denen die vorderen größer und elliptisch, die hinteren kleiner und abgeplattet sind«. Die elliptischen und cylindrischen Zellen sollen späterhin die für Muskelelemente charakteristische spindelförmige Gestalt annehmen. Sie liegen dann mit der Längenrichtung in der Querachse des Herzens.

Das Pericardium soll sich während der ganzen Entwicklung nur unwesentlich verändern, seine Wand soll in Folge Abplattung der Zellen immer feiner werden.

In einer im Jahre 1877 erschienenen Arbeit bespricht derselbe Verfasser[1] die Verhältnisse des Herzens zum Keimstock. Letzterer soll sich an der rechten Seite des Körpers dem Herzen gegenüber bilden. Er entsteht aus dem Ektoderm, der Athemhöhlenwand und einem Zellhaufen, der den Überrest der den Eläoblast bildenden Zellen repräsentirt. Auf Taf. XXVIII bringt er einen Querschnitt durch Herz und Stolo eines 15 mm langen Embryos der *Salpa africana*. Der Keimstock liegt dem Herzen dicht an. Ektoderm und Entoderm des Stolos gehen in das äußere Blatt und die Athemhöhlenwandung des Embryos über. Außer einer von SALENSKY als Gefäßhülle bezeichneten dritten Membran und der Anlage des Nervensystems bemerkt man in der Zeichnung, dass das Pericard in Gestalt eines längeren Fortsatzes sich zwischen Entoderm des Stolos einerseits und Gefäßhülle und Ektoderm andererseits einschiebt. Hierzu schreibt SALENSKY:

»Das Herz des Embryo bleibt bei der Bildung des Keimstockes auch nicht unthätig und spielt selbst eine sehr wichtige Rolle. Es ist namentlich das Pericardium, welches in die Zusammensetzung des Keimstockes eingeht. Dasselbe giebt zwei röhrenförmige Fortsätze ab, welche zu beiden Seiten des Athemrohres im Keimstocke verlaufen und in der Spitze des letzteren blind endigen.« »Beide Pericardialröhren, wie sie bezeichnet werden können, bestehen aus ziemlich großen rundlich viereckigen gekernten Zellen.«

Aus den Pericardialröhren sollen sich später Zellen abtrennen, die dann zwischen dem entsprechenden Pericardialrohre und dem

[1] SALENSKY, Über die Knospung der Salpen. Morphologisches Jahrbuch. Bd. III. 1877. p. 559.

Athemrohre in Form einer Anfangs nur dünnen Schicht gelagert sind. Diese Zellen sollen sich in den Seitentheilen der Knospen anhäufen und den Ursprung für eine besondere Schicht bilden, aus der später die Muskeln und das Herz sich entwickeln. Nach SALENSKY sollen die Pericardialröhren mit den von KOWALEWSKY gesehenen beiden »Cloacalröhren« identisch sein.

In einer späteren Arbeit, die sich auf die *Salpa pinnata* bezieht[1], betont SALENSKY nochmals den mesodermalen Ursprung der Pericardialanlage. Diese soll in ihrer ganzen Länge in zwei Theile getheilt sein, deren vorderer die eigentliche Anlage des Pericardiums darstellt, während der hintere den subpericardialen Zellhaufen repräsentirt. Auf horizontalen Schnitten hat die erstere birnförmige Gestalt, ihr vorderer Theil spitzt sich zu und lagert sich zwischen den beiden Abtheilungen der primitiven Darmhöhle. In der Anordnung der Zellen kann man die ersten Andeutungen einer Differenzirung der Pericardialwand erblicken, welche in Form einer peripheren Schicht cylindrischer Zellen sich von den central gelegenen Zellen abhebt. Die letzteren liegen an der Stelle der späteren Pericardialhöhle und gehen mit der Zeit verloren. In diesem Stadium hat die Pericardialanlage dreieckige Form; das Herz entsteht durch Einstülpung der der Darmhöhle anliegenden vorderen Wand des Herzbeutels. An der Stelle, wo die Bildung des Herzens beginnt, hat SALENSKY die Zellen der primitiven Darmwand in Theilung gesehen. Einige dieser Zellen besaßen zwei Kerne, andere waren schon zerfallen und bildeten einen Vorsprung, der die Einstülpung der Pericardialblase ausfüllte. SALENSKY ist der Ansicht, dass diese Einstülpung eine Folge der Proliferation der Darmzellen ist, die auf die pericardialen Zellen einen Druck ausüben. Die der Darmwand entstammenden Zellen sollen sich später in Blutkörperchen umwandeln.

Im Verlaufe der weiteren Entwicklung nähern sich die Ränder der die Herzanlage darstellenden Einstülpung, es bildet sich in Folge dessen ein Rohr, das das Herzrohr darstellt.

Bei der *Salpa punctata* hat SALENSKY die Anlage des Pericardiums in Form eines soliden Zellhaufens gesehen, der der primitiven Darmhöhle ganz dicht anliegt. Auch den subpericardialen Zellhaufen hat der Verfasser bei dieser Form beobachtet. Eben so hat er bei der Einstülpung des Herzens eine ähnliche Wucherung des Darmepithels wie bei der *Salpa pinnata* bemerkt.

[1] W. SALENSKY, Neue Untersuchungen über die embryonale Entwicklung der Salpen. Mitth. aus der Zool. Station zu Neapel. Bd. IV. 1882. p. 86.

Bei der *Salpa bicaudata* sollen im hinteren Theile des Embryos vom Mesoderm zwei Zellhaufen gebildet werden, die die Anlagen des Eläoblastes und des Pericardiums sind.

Bei der wichtigen Rolle, die nach SALENSKY das Pericard beim Aufbau des Stolo prolifer spielt, ist es nothwendig, die eingehende Abhandlung SEELIGER's[1] über die Knospung der Salpen zur Klärung dieser komplicirten Verhältnisse heranzuziehen. Nach SEELIGER besteht der Stolo Anfangs aus zwei einander umschließenden Zellröhren, deren äußere eine Ausstülpung des ektodermalen Hautepithels des Embryos darstellt, während das innere Rohr in die entodermale Wand der Athemhöhle übergeht. Der Hohlraum zwischen den beiden Zellröhren ist eine Fortsetzung der primären Leibeshöhle des Embryos, er ist mit Zellen erfüllt, die als Mesoderm des Stolos zu bezeichnen und auf die Mesenchym- oder die freien Mesodermzellen des Embryonucleus zurückzuführen sind. Diese Mesenchymzellen bilden zunächst eine ringförmig das Entoderm umschließende Mesenchymschicht, die sich vom distalen Stoloende aus in vier gesonderte Zellstränge zu differenziren beginnt. Diese werden zum Eierstocksstrang, zu den beiden Seitensträngen und zum Nervenrohr. Die Seitenstränge, Anfangs zweischichtig, dehnen sich aus und erstrecken sich als breite seitliche Bänder vom Nervenrohr bis zum Eierstocksstrang. Die Bildung des Herzens der Kettenthiere von einem dieser Seitenstränge aus hat SEELIGER, wie folgt, beobachtet:

»Das ventral gelegene Mesoderm im hinteren Leibesabschnitt wird in einem bestimmten Umkreise zu zwei über einander gelagerten Zellschichten, die sich von einander ein wenig abheben und somit einen Hohlraum einschließen. Bald trennt sich dieser Mesodermtheil als eine Blase, die Pericardialblase, vom übrigen Mesoderm ab und ist als ein selbständiges Gebilde zwischen Darm und ventraler Leibeswand in der primären Leibeshöhle liegend, erkennbar.«

Die weitere Entwicklung der Herzen der Kettenthiere erfolgt in der bekannten Weise durch Einstülpung der Pericardialblase.

Die erste Herzanlage beim Embryo der *Salpa pinnata* hat BROOKS[2] in der Längsachse des Körpers zwischen »Notochord« und Pharynx gesehen. Seine weiteren Angaben über die Herzentwicklung bringen nichts wesentlich Neues.

---

[1] SEELIGER, Die Knospung der Salpen. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften. 1886.

[2] WILLIAM K. BROOKS, Memoirs from the Biological Laboratory of the John Hopkins University. 1893.

Bei der *Salpa cordiformis zonaria* hat KOROTNEFF[1] die Herzanlage zuerst in Form eines Bläschens angetroffen. Bei der Beschreibung der Entwicklung der *Salpa musculosa-punctata* giebt er an, dass »zu gleicher Zeit mit der Enthüllung der wahren Epidermis die Entstehung des Pericardiums zu konstatiren ist; nämlich am Grunde der Athemhöhle vermehren sich an einem bestimmten Punkte die Zellen ihrer Wand und bilden einen Zellhaufen, in dem eine Höhle erscheint. Mit der Zeit wird die Höhle größer, der Zellhaufen trennt sich von der Wand der Athemhöhle ab und wird zu einem länglichen Bläschen — es ist das Pericardium«.

Fig. 53 auf Taf. XV (KOROTNEFF) zeigt das von demselben Verfasser beobachtete jüngste Stadium der Herzentwicklung bei der *Salpa musculosa-punctata.*

Ein Bläschen mit zelliger Wandung liegt der Athemhöhlenwandung innig an. Die Bläschenwand besteht aus kubischen Zellen, die an den dem Entoderm nicht anliegenden Theilen des Pericardialbläschens einschichtig auftreten. Eine Zelle ist zwischen zwei Entodermzellen zur Hälfte eingekeilt. Auf Fig. 54 derselben Arbeit erscheint das Pericardialbläschen in elliptischer Gestalt, mit einer Längsseite am Kiemendarme gelegen. Fig. 55 zeigt die Einstülpung des dorsalen Theiles der Pericardialblase.

Die Entwicklung des Herzens der *Salpa democratica* ist von SALENSKY nach KOROTNEFF's[2] Ansicht nicht genügend verfolgt. Letzterer ist auf Grund seiner Schnitte zu der Überzeugung gekommen, dass die Anlage des Pericardiums beim Embryo jedenfalls kein solider Körper ist und nicht aus dem Mesoderm entsteht, sondern aus einer kaum sichtbaren Ausbuchtung der Athemhöhle, die sich bald abschnürt und als ein unbedeutendes Bläschen erscheint, das dann dicht der Athemhöhlenwandung anliegt. Dieses Bläschen erweitert sich; durch Einstülpung der vorderen Pericardialwand entsteht das Herz.

HEIDER[3] hat beim Embryo der *Salpa fusiformis* die erste Herzanlage nicht gesehen, ist aber auf Grund seiner Präparate geneigt, anzunehmen, dass das Pericardialsäckchen zuerst einen soliden Zellhaufen

---

[1] A. KOROTNEFF, Zur Embryologie von *Salpa cordiformis-zonaria* und *musculosa-punctata* Mittheil. aus der Zool. Station zu Neapel. 1897. Bd. XII. p. 348.

[2] A. KOROTNEFF, Embryologie der *Salpa democratica* (*mucronata*). Diese Zeitschr. Bd. LIX. 1895. p. 43.

[3] KARL HEIDER, Beiträge zur Embryologie von *Salpa fusiformis*. Abhandl. der SENCKENBERG'schen naturforschenden Gesellschaft. 1895.

darstellt, der sich später in der von SALENSKY beschriebenen Weise aushöhlt. HEIDER vermuthet nach den an Ascidien vorgenommenen Untersuchungen SEELIGER's, dass auch bei den Salpen das Herz entodermal entsteht.

Das Verhältnis des Herzens zum Keimstock ist auch von KOROTNEFF[1] untersucht. Er unterscheidet im Stolo außer Entoderm und Ektoderm das Nervenrohr, den Eierstocksstrang, die beiden Seitenstränge oder Peribranchialröhren (Pericardialröhren SALENSKY's) und den Pericardialstrang. KOROTNEFF will diesen Strang im Keimstocke aller von ihm untersuchten Salpen gefunden haben. Die Textfig. 7 in der KOROTNEFF'schen Abhandlung soll über die Herkunft des Pericardialstranges die nöthige Aufklärung bringen. Diese Figur stellt einen Längsschnitt durch den Stolo einer ganz jungen *Salpa democratica* dar. Die einschichtige Pericardialwand bildet hier gegenüber dem Punkte, »wo sich das eigentliche Herz dem Pericardium anheftet«, einen röhrenförmigen Auswuchs, der sich zwischen Entoderm und Ektoderm des Stolos schmiegt und sich dem erstgebildeten Peribranchialstrange seitlich anlegt.

Auch beim Embryo der *Salpa fusiformis* hat KOROTNEFF in der Abbildung eines Querschnittes (Textfig. 8) den Pericardialstrang angedeutet. Hier zeigt das Pericard eine minimale Ausstülpung nach dem Stolo, ohne mit ihm in Verbindung zu treten.

Auch BROOKS[2] ist der Ansicht, dass ein Divertikel vom Pericard zwischen Ektoderm und die rechte Seite des Entodermrohres sich einschiebt.

Die Widersprüche, die sich in den vorerwähnten Litteraturauszügen bemerkbar machen, beziehen sich also vorwiegend auf die entodermale oder mesodermale Entstehung des Herzens und auf die Betheiligung des Pericards am Aufbau des Keimstockes.

Das mir von Herrn Professor SEELIGER zur entwicklungsgeschichtlichen Arbeit zur Verfügung gestellte Material bestand aus einer größeren Anzahl vorzüglich konservirter und zum Theil schon gefärbter Embryonen der *Salpa democratica*. Die jüngsten Exemplare waren in Sublimat, die übrigen in Osmium- oder Chromsäure gehärtet. Die jüngsten Stadien wurden median geschnitten, einige ältere ebenfalls, der größere Theil der älteren Embryonen wurde jedoch auf Querschnitten untersucht. Eine reichhaltige Sammlung bereits geschnittener Embryonen wurde mir von Herrn Prof. SEELIGER ebenfalls übergeben.

---

[1] A. KOROTNEFF, Tunicatenstudien. Mittheil. aus der Zool. Station zu Neapel. 1894. Bd. XI. 3. Heft.

[2] BROOKS, l. c. p. 70.

Fig. 1, Taf. XXIX, ist ein Medianschnitt durch das von mir beobachtete jüngste Stadium der Herzanlage, bei Ölimmersion gezeichnet. Die drei Keimblätter haben sich schon differenzirt; die aus einer ektodermalen Einstülpung hervorgegangene Anlage der Kloake hat sich mit der Darmhöhle noch nicht vereinigt. Die Anlage des Nervenrohres ist ebenfalls zu erkennen. Dieser Embryo ist 0,16 mm lang und dürfte im Alter mit dem der Fig. 15, Taf. XIV der im Jahre 1876 erschienenen Abhandlung SALENSKY's über die embryonale Entwicklungsgeschichte der Salpen übereinstimmen.

Am hinteren Körperende liegt unterhalb des Entoderms, scheinbar mit diesem in Zusammenhang, eine Ansammlung von acht Zellen, die in Form eines unregelmäßigen Kreises stehen und im Inneren eine Lücke offen lassen. Eine Zelle, in der eine karyokinetische Theilungsfigur bemerkbar ist, liegt zum kleineren Theile zwischen zwei entodermalen Zellen, zum größeren Theile in dem eben beschriebenen Zellkreise. Die Lage dieser Zelle ist dieselbe wie die der Fig. 53 auf Taf. XV der KOROTNEFF'schen Arbeit über *Salpa musculosa-punctata*; auch die Anordnung der übrigen Zellen dieser Figur zeigt große Ähnlichkeit mit der Zeichnung des von mir beobachteten jüngsten Entwicklungsstadiums. Dieser Zellkreis stellt zweifellos die Herzanlage dar. Die in der Mitte der Zellansammlung vorhandene Lücke deutet darauf hin, dass die anfänglich solide Zellmasse im Begriff ist, sich zur Pericardialblase umzugestalten. Das Stadium, in dem die Herzanlage als solide Zellmasse sich darstellt und in dem ihr Zusammenhang mit dem mittleren oder dem unteren Keimblatte sich mit Sicherheit erweisen lässt, war unter meinem Untersuchungsmateriale leider nicht vorhanden. Auch unter den mir übergebenen Kettenthieren der *Salpa fusiformis*, die sämmtlich befruchtet waren, fand sich das früheste Entwicklungsstadium nicht vor. Die sämmtlichen diesen Kettenthieren entnommenen Embryonen hatten das Herz als Hohlraum mit epithelialer Wandung schon ausgebildet.

Ich bin desshalb zu meinem Bedauern nicht in der Lage, die Frage, aus welchem Keimblatte das Salpenherz seine Entstehung nimmt, mit Sicherheit zu entscheiden. Mit Rücksicht auf die Lage der pericardialen Zellmasse unmittelbar am Entoderm und die der Kerntheilungsfigur in der zwischen die beiden Entodermzellen sich einschiebenden Zelle wird man die entodermale Entstehung des Herzens, wie sie KOROTNEFF annimmt, vielleicht kaum von der Hand weisen können.

Was mich indess veranlasst, den KOROTNEFF'schen Ausführungen

mit einem gewissen Zweifel gegenüber zu treten, ist die auffallende Erscheinung, dass auf seinen Abbildungen der Darm schon eine weitere Ausbildung erfahren hat, als in den Stadien der ersten Herzanlage, die SALENSKY und ich beobachtet haben. Die hypothetische Schlussfolgerung HEIDER's, dass das Salpenherz entodermaler Herkunft sei, weil auch das Ascidienherz aus dem Entoderm entsteht, kann desshalb als sicher nicht gelten, weil von SEELIGER[1] auch die mesodermale Entstehung des Pyrosomenherzens bewiesen ist.

Die SALENSKY'schen Beobachtungen fußen zweifellos auf einem außerordentlich reichhaltigen Materiale. Die von ihm in seinen sämmtlichen Schriften betonte mesodermale Bildung des Salpenherzens halte ich auch desshalb für wahrscheinlicher, weil SEELIGER bei der Kettenform der *Salpa democratica* die Entwicklung des Herzens aus dem mesodermalen Keimblatte mit Sicherheit beobachtet hat.

Die Umbildung der Herzanlage zu einer Blase und die dann folgende Einstülpung des Pericardialbläschens sind Erscheinungen, die einander in äußerst kurzer Zeit folgen müssen. Desshalb findet man bei ganz jungen Embryonen, die erheblichere Größenunterschiede nicht erkennen lassen, das Herz häufig noch gar nicht ausgebildet oder schon in Form eines eingestülpten Bläschens.

Es wird damit die Auffindung des jüngsten Stadiums der Herzanlage dem Zufall überlassen bleiben müssen.

Fig. 2, Taf. XXIX, zeigt einen Medianschnitt eines nur wenig größeren Embryos. Dieser war 0,2079 mm lang, 0,19 mm breit und 0,2475 mm hoch. Die Längenrichtung der von mir gemessenen Embryonen bezeichnet eine Linie, die man sich von der Stelle der künftigen Ingestionsöffnung bis zu der hinter dem Eläoblaste gelegenen Ektodermwand gezogen denkt; bei der Angabe der Höhe ist auch die Placenta mit gemessen. Die Form des Embryos in Fig. 2 ist walzenförmig; seine innere Organisation ist schon weiter vorgeschritten wie bei dem vorigen Präparate; Darmanlage und Kloake sind, wie die anderen Schnitte beweisen, schon in gemeinsame Beziehungen getreten. Das Herz liegt ventral unter dem hinteren Theile des Kiemendarmes. Fig. 3, Taf. XXIX, ist derselbe Schnitt bei stärkerer Vergrößerung. Man erkennt hier, dass das Pericardialbläschen seine Form vollständig verändert hat und in länglicher Gestalt erscheint, seine Längsrichtung liegt in der Längsachse des Körpers. Dorsal hat die Blase eine Einstülpung erfahren, wodurch sie in den einge-

[1] SEELIGER, Zur Entwicklungsgeschichte der Pyrosomen.

stülpten visceralen Theil, das künftige Herz und den parietalen Theil, das künftige Pericard, gesondert ist. Zwischen Herzwand und Pericard liegt die Pericardialhöhle. Die Herzwand umgrenzt die Herzhöhle, die in dem vorliegenden Präparate zwei Mesenchymzellen enthält. Die Umschlagsränder zwischen Pericard und Myocard liegen weit aus einander. Es macht auf einigen Präparaten den Eindruck, als ob die Herzhöhle dadurch geschlossen wird, dass die eben erwähnten Umschlagsränder sich dem Kiemendarme innig anlegen. Ein solcher Verschluss kommt thatsächlich bei den Pyrosomen und den Appendicularien vor. Bei dem in Fig. 2 und 3 gezeichneten Embryo kann man aber deutlich erkennen, dass eine zarte Membran, die zweifellos eine Bildung mesenchymatischer Zellen ist, den fraglichen Verschluss bewerkstelligt.

Auf diesem Stadium zeigen die Zellen des Herzens und des Pericards kubische Form.

Jetzt tritt eine Lageveränderung des Herzens ein, das seinen Platz im ventralen hinteren Theile der Leibeshöhle verlässt und an die hintere Seite der Athemhöhle wandert. Diese andere Lage des Herzens tritt auf Fig. 5, Taf XXIX, deutlich hervor. Bei diesem Embryo (Länge 0,346 mm) sind Placenta und Eläoblast schon ausgebildet. Die konvexe Seite des Pericards, die auf Fig. 2 ventralwärts lag, ist jetzt dem hinteren Körperende zugekehrt; die anfänglich dorsalwärts gelegene Einstülpung ist jetzt mit der konkaven Seite dem vorderen Körperende zu gerichtet.

Auf diesem Präparate fällt weiterhin die Größe der Herzanlage im Vergleiche mit der Größe des Embryos auf.

Die Herzwandzellen beginnen bereits sich abzuplatten. Auch die Pericardialzellen treten schon als platte Zellen auf, ihre kubische Gestalt behalten sie nur noch in der Nähe der Herzeinstülpung.

Der auf Fig. 6, Taf. XXIX, wiedergegebene Querschnitt rührt von einem 0,345 mm langen Embryo her, dessen Alter mit dem des eben beschriebenen Embryos nahezu übereinstimmen dürfte. Man kann diesen Herzquerschnitt und den vorerwähnten Herzlängsschnitt zur Konstruktion eines Gesammtbildes des Herzens vergleichen. Fig. 7, Taf. XXIX, ist ein demselben Embryo entnommener Querschnitt etwas weiter dem hinteren Körperende zu; an ihm kann man erkennen, dass die Herzhöhle von der Athemhöhlenwandung nicht verschlossen wird, sondern dass auch hier zarte Membranen den Verschluss herbeiführen. Man kann auf diesem Schnitte sich gleichzeitig über die Entstehung

dieser Membranbildungen orientiren und feststellen, dass sie mit amöboid veränderten Mesenchymzellen im Zusammenhange stehen.

Die Zellen der Herzwand haben auf Fig. 6 noch kubische Form, während an den Zellen der Pericardialwand sich schon eine Abplattung bemerkbar macht.

Die von SALENSKY bei der *Salpa pinnata* und *Salpa punctata* beobachtete Proliferation von Darmwandzellen, die direkt Anlass zur Einstülpung der Wandung der Pericardialblase und damit zur Bildung des Herzens geben sollen, habe ich nicht beobachtet. Ich bin geneigt, die von dem Verfasser beobachteten Zellen für Mesenchymzellen zu halten oder für Darmwandzellen, die in einer Falte im Flächenschnitte getroffen sind. Es liegt auch keineswegs in allen Fällen, z. B. bei den Ascidien, die Pericardialblase vor ihrer Einstülpung der Athemhöhlenwandung innig an. Hier würde die Einstülpung durch Proliferation der Entodermzellen geradezu unmöglich sein.

Fig. 4, Taf. XXIX, ist ein Querschnitt eines 0,45 mm langen Embryos, der in 7,5 μ dicke Querschnitte zerlegt wurde. Das Herz tritt auf zehn derselben hervor, die Zeichnung zeigt den fünften Herzquerschnitt von unten. Das Herz hat bei dieser Form seine Lage schon wieder verändert, denn es liegt dem hinteren Körperende weiter zu wie bei den bisher betrachteten Embryonen; sein größter Theil liegt dem Kiemendarme nicht mehr an. Ösophagus, Magen und Enddarm sind schon ausgebildet, die Herzeinstülpung ist der rechten Magenseite und dem Enddarme zu gelegen. Die beginnende Differenzirung der Herz- und Pericardialzellen ist nur an einer Abplattung der letzteren kenntlich. Die den Verschluss der Herzhöhle bewirkenden Mesenchymfasern kann man auf der vorliegenden Zeichnung bemerken.

Das Herz liegt also jetzt so, dass der Herztheil, der auf Fig. 5 dem dorsalen Theile des Körpers benachbart war, bei dem auf Fig. 4 gezeichneten Embryo dem hinteren Körperende sich zugewandt hat. Das Herz hat sich demnach den sich durch die Entwicklung des Magens und des Darmes im Hinterkörper des Embryos ergebenden veränderten Lageverhältnissen angepasst.

Die Embryonen auf den Figg. 8 und 9, Taf. XXIX, sind ungefähr von gleichem Alter. Embryo Fig. 8 ist 0,9 mm, der der Fig. 9 0,88 mm lang. Beides sind Medianschnitte; besonders auf Fig. 9 kann man den anatomischen Bau und die Lagebeziehungen des Herzens deutlich verfolgen. Letzteres hat annähernd die Lage beibehalten wie auf Fig. 4. Es wird nach dem vorderen Körperende

zu vom Grunde des Kiemendarmes, nach dem Rücken zu vom Magen und Ösophagus, nach dem hinteren Körperende zu von Mesenchymzellen und ventral vom Ektoderm begrenzt. Was die Herzen dieser Embryonen besonders kennzeichnet, ist das Auftreten deutlich spindelförmiger Muskelzellen in der Herzwand. Diese Muskelzellen, die aus den ursprünglich kubischen Zellen des eingestülpten Theiles der Pericardialblase hervorgegangen sind, liegen schon auf Fig. 8 parallel und reihenweise neben einander; die Zellreihen stehen quer zur Längsachse des Herzens. Auf Fig. 5 kann man den Beginn dieser reihenförmigen Lagerung erkennen.

Mit der Ausbildung der Spindelform der Muskelzellen sondert das Sarcoplasma auch die Fibrillen ab. Leider war das bei den Embryonen angewandte Osmiumverfahren dem Hervortreten der Fibrillen nicht besonders günstig, doch konnte ich auf Fig. 8 bei Ölimmersion die Anwesenheit dunkler Einzelkörperchen, die innerhalb der Zellen in Reihen lagen, erkennen.

Auf Fig. 8 und 9 sehen wir auch die erste Anlage des Stolo prolifer, die vom Herzen sich deutlich abgrenzt.

Fig. 10, Taf. XXIX, ist ein Querschnitt eines 1,2 mm langen Embryos. Der Schnitt ist durch Herz und Stolo geführt. Das Objekt ist von hinten nach vorn geschnitten; man kann daher leicht feststellen, dass das Herz auf der rechten Seite, der Keimstock auf der linken Körperseite seine Lage hat. Am Stolo ist das Ektoderm als Fortsetzung der ektodermalen Körperwand und das Entoderm, das sich in Form eines Röhrchens vom Kiemendarme abtrennt, deutlich zu erkennen. Zwischen Ektoderm und Entoderm liegen zahlreiche Zellen, die, wie Seeliger nachgewiesen hat, von Mesenchymzellen abstammen. Davon, dass das Pericard als Fortsatz sich in den Keimstock hineinerstreckt und hier, wie Salensky meint, zwei Pericardialröhren, oder nach der Ansicht Korotneff's, eine Pericardialröhre bildet, die die Grundlage für die Herzen der künftigen Kettengeneration bilden, habe ich mich auf meinen Schnitten nicht überzeugen können.

Auf den folgenden Figuren nähert sich der Herzquerschnitt immer mehr der definitiven Form. Vor Allem fällt auf, dass die Herzhöhle nicht wie bei den übrigen Salpen eine mehr oder weniger enge Annäherung der Umschlagsränder zwischen Herz und Pericard zeigt, sondern dass sie dorsalwärts weit geöffnet ist. Dieser dorsale Spalt wird, wie ich bereits wiederholt erwähnt habe, bei der *Salpa*

democratica durch eine Membran verschlossen, deren Bildung und histologischer Bau mit dem der Gefäßendothelien vollkommen übereinstimmen. Diese Endothelzellen treten auf den Figg. 12, 14 und 16, Taf. XXIX, deutlich hervor. An einigen Stellen liegen der endothelialen Verschlussmembran Blutzellen an. Die Endothelzellen treten embryonal viel deutlicher und auch viel zahlreicher auf wie beim erwachsenen Thiere.

Mit zunehmendem Alter der Embryonen werden auch die Fibrillen der Herzwand deutlicher. Auf Fig. 12 sieht man sie in Reihen bei den im Flächenschnitte getroffenen Zellen, auf Fig. 14 im Querschnitte. Bezüglich des feineren Baues der Fibrillen verweise ich auf den anatomisch-histologischen Theil meiner Arbeit.

Eine weitere eigenthümliche Erscheinung am embryonalen Herzen der *Salpa democratica* ist die Verlängerung des Pericardiums nach dem hinteren Körperende zu, wie sie auf einem Längsschnitte (Fig. 12) bemerkbar ist. Der Herzbeutel setzt sich hier zipfelförmig, ventral am Magen liegend, eine beträchtliche Strecke nach dem hinteren Körpertheile fort. Dieser Zipfel ist im Gegensatz zu den übrigen Zellen des Pericards mit kubischen Zellen ausgestattet, die in einer Schicht gelegen sind. Auch auf Querschnitten an älteren Embryonen kann man ihn deutlich verfolgen und feststellen, dass er niemals mit anderen Zellen in Verbindung steht. Er endigt in allen Fällen blind. Auch bei den ausgewachsenen Salpen trifft man häufig den hinteren Theil des Herzbeutels zipfelförmig verlängert und mit kubischen Zellen bekleidet an.

Ob der Zipfel in irgend einer Weise am Aufbau des Salpenkörpers betheiligt ist, vermag ich nicht zu sagen. Jedenfalls habe ich nie gesehen, dass er mit den Mesenchymzellen des hinteren Körpers, noch weniger aber mit dem Stolo prolifer in Verbindung stand.

Fig. 16, Taf. XXIX, ist ein Schnitt durch die Ursprungsstelle des hypobranchialen Stologefäßes. Man wird sich aus dem anatomisch-histologischen Theile meiner Arbeit erinnern, dass bei der *Salpa democratica* ein nutritives Gefäß für den Stolo an der Vereinigung des vorderen Herzostiums mit dem hypobranchialen Gefäßstamme und eins aus dem visceralen Gefäßstamme entspringen. Auf Querschnitten wie Fig. 16 scheint das Herz eine Lücke zu bilden, durch die die Herzhöhle *hzh* mit dem Stolo in Verbindung tritt. Auf den weiter nach vorn angelegten Serienschnitten schließen sich aber Herz- und Pericardialwand nicht wieder zusammen; an ihre Stelle tritt allmählich

die Herzraphe, die damit in den hypobranchialen Gefäßstamm übergeht.

Eine Gleichartigkeit in der Entwicklung des Herzens und der Stolonen bei Ascidien mit der des Herzens und des Stolo prolifer bei den Salpen wäre dann vorhanden, wenn die entodermale Entstehung des Salpenherzens mit Sicherheit nachgewiesen würde. Um diesen gleichartigen Entwicklungsgang zu beweisen, möchte ich zunächst die von DAMAS (l. c. p. 16) betonte Homologie der Perivisceralhöhlen der *Ciona* und des Epicards der *Clavelina* erörtern, für die DAMAS folgende Gründe anführt:

Das Epicard der *Clavelina* ist eine mit einem Plattenepithel bekleidete Höhle, die mit dem Kiemendarme immer oder zeitweilig durch zwei getrennte Öffnungen in Verbindung steht; es verlängert sich nach dem hinteren Körperende zu in die entodermale Scheidewand der Stolonen; das Epicard ist vom Herzen getrennt und verschließt den Herzspalt.

Bei der *Clavelina* ist die Epicardialhöhle einfach und ungetheilt, während sich bei der *Ciona* zwei von einander getrennte Höhlen, die Perivisceralräume finden.

Dieser Unterschied verliert viel von seiner Bedeutung, wenn man bedenkt, dass auch bei der *Clavelina* ursprünglich zwei getrennte und ungleiche Anlagen sich an der Bildung des Epicards betheiligen.

Bei der *Ciona* stammt das Entoderm der Stolonen ausschließlich von der linken Perivisceralhöhle, während es bei der *Clavelina* eine Verlängerung der vereinigten Epicardialhöhle darstellt. Wie diese bei der *Clavelina* durch Vereinigung zweier ursprünglich getrennter Anlagen, der epicardialen Tuben entsteht, würde man auch annehmen können, dass das Stoloentoderm die Verlängerung der beiden getrennten Epicardialbildungen ist. Ursprünglich ist aber die linke Procardialtube viel voluminöser wie die der rechten Seite. Desshalb lässt DAMAS die Möglichkeit zu, dass bei der *Clavelina* das Stoloentoderm ausschließlich von der linken anfänglich ausgedehnteren Partie der Epicardialanlage stammt.

Bei *Distaplia magnilarva* hat JULIN[1] festgestellt, dass das Herz aus der rechten Procardialtube durch Abschnürung hervorgeht, während das Stoloentoderm vorwiegend aus der linken Procardialtube seinen Ursprung nimmt.

---

[1] JULIN, Recherches sur la Blastogenèse chez *Distaplia magnilarva* et *Distaplia rosea*. 1896. Extrait du Compte Rendu.

Auch bei der *Salpa democratica* entsteht das Entoderm des Keimstockes aus einer links gelegenen entodermalen Ausbuchtung, die zum Unterschiede von der ähnlichen Bildung der Ascidien, der linken Epicardialtube, sofort in den Stolo übergeht und zur Bildung eines Epicards, dessen Bildung bei den Salpen ausgeschlossen ist, keine Verwendung findet.

Ektoderm und Mesenchymzellen betheiligen sich am Aufbau des Stolos der Salpen in ähnlicher Weise wie bei den Stolonen der Ascidien. Die letzteren sind demnach, wenn man das Epicard der Ascidien dem in den Stolo übergehenden Entodermfortsatz der Salpen gleichsetzt, dem Salpenstolo homolog.

Das Herz der Salpen liegt rechts; das der *Distaplia* entsteht aus der rechten, das der *Clavelina* aus der Vereinigung beider Procardialröhren. Das Salpenherz ist demnach, wenn seine entodermale Entstehung nachgewiesen wird, dem Herzen der *Distaplia* homolog, wenn man auch hier von dem fehlenden Epicard absieht.

In phylogenetischer Beziehung würde das Ascidienherz als die Form anzusehen sein, von der aus das Salpenherz entstanden ist.

DAMAS bezeichnet die von ein und demselben Theile des Kiemendarmes aus erfolgende Bildung des Epicards und des Herzens der *Clavelina* als eine Verkürzung oder Kondensation der Processe, die bei der *Ciona* gesondert verlaufen. Auch bei den Salpen ist eine ähnliche Sonderung in der Bildung des Herzens und des dem Epicard homologen Stoloentoderms vorhanden. Während bei der *Ciona* das Epicard als Begrenzung der Perivisceralräume und als Herzraphe auftritt, die Stolonen aber nicht mehr typisch ausgebildet werden, ist bei den Salpen dem Homologon des Epicards nur die Funktion als Bildner des Stoloentoderms erhalten geblieben.

Am Schlusse meiner Ausführungen gestatte ich mir, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. SEELIGER, für die Anregung zu dieser Arbeit, für die mir bei meinen Untersuchungen in reichstem Maße erwiesene Hilfe sowie für die Überlassung des werthvollen Materials und des größeren Theiles der Litteratur meinen ehrerbietigsten Dank auszusprechen.

Auch Herrn Professor Dr. WILL bin ich für das der Arbeit entgegengebrachte rege Interesse zu herzlichem Danke verpflichtet.

Rostock, im Juli 1902.

Erklärung der Abbildungen.

Erklärung der Bezeichnungen:

cs, Cellulosemantel;
e oder *eg*, Egestionsöffnung;
ec, Ektoderm;
ed, Enddarm;
el, Eläoblast;
en, Entoderm;
ep, Epicard;
es, Endostyl;
et, Endothel;
g, Ganglion;
gs, Blutsinus;
hg, hypobranchialer Gefäßstamm;
hz, Herzwand;
hzen, endotheliales Endocard;
hzh, Herzhöhle;
hzr, Herzraphe;
i, Ingestionsöffnung;
k, Kieme;
kd, Kiemendarm;
kl, Kloake;
lh, primäre Leibeshöhle;
mb, Muskelband;
mg, Magen;
ms, Mesoderm;
mz, Mesenchymzellen;
oe, Osophagus;
pk, Pericardialwand;
pkd, Pericardialdrüse;
pkh, Pericardialhöhle;
pl, Placenta;
st, Stolo prolifer;
h.stg, hypobranchiales Stologefäß;
vs, visceraler Gefäßstamm.

Sämmtliche Zeichnungen, mit Ausnahme der Fig. 23, wurden mit dem Seibert'schen Zeichenapparate entworfen. Bei den Untersuchungen wurde ein Seibert'sches Mikroskop benutzt. Tubuslänge 170 mm.

Tafel XXIX.

Figg. 1—16 beziehen sich auf Embryonen der *Salpa democratica.*

Fig. 1. Medianschnitt. Oc. 0, Ölimmersion 1/12.

Fig. 2. Medianschnitt. Oc. 0, Obj. IV. Länge des Embryos 0,2079 mm, Breite des Embryos 0,19 mm, Dorsalhöhe des Embryos 0,2475 mm.

Fig. 3. Herz des Embryos der Fig. 2. Oc. 0, Ölimmersion 1/12.

Fig. 4. Querschnitt. Oc. 0, Obj. IV. Länge des Embryos 0,45 mm, Breite des Embryos 0,165 mm, Dorsalhöhe des Embryos 0,33 mm. Der Embryo ist vom vorderen nach dem hinteren Körperende zu geschnitten. Vor dem Präparate fünf, hinter dem Präparate vier Herzschnitte. Schnittdicke 7,5 μ.

Fig. 5. Medianschnitt. Oc. I, Obj. IV. Länge des Embryos 0,346 mm, Breite des Embryos 0,245 mm, Höhe des Embryos 0,297 mm.

Fig. 6. Querschnitt. Oc. I, Obj. IV. Länge des Embryos 0,345 mm, Breite des Embryos 0,198 mm, Höhe des Embryos 0,285 mm. Der Embryo ist von dem hinteren nach dem vorderen Körperende zu geschnitten. Schnittdicke 5 μ. Vor dem Präparate sechs, hinter ihm neun Schnitte durch das Herz.

Fig. 7. Derselbe Embryo. Achter Herzschnitt von vorn. Oc. I, Obj. VI.

Fig. 8. Medianschnitt. Oc. 0, Obj. II. Länge des Embryos 0,9 mm.

Fig. 9. Medianschnitt. Oc. 0, Obj. II. Länge des Embryos 0,88 mm.

Fig. 10. Querschnitt. Oc. 0, Obj. II. Der Embryo ist 1,2 mm lang und von dem hinteren nach dem vorderen Körperende zu geschnitten.

Fig. 11. Querschnitt. Oc. 0, Obj. IV. Der Embryo ist 1,07 mm lang und

von dem vorderen nach dem hinteren Körperende zu geschnitten. Vor dem Präparate 16, nachher 22 Herzschnitte. Schnittdicke 5 μ.

Fig. 12. Medianschnitt. Die zu den Figg. 10, 11 und 12 gehörenden Embryonen sind ungefähr in gleichem Alter.

Fig. 13. Querschnitt. Embryo 4 mm lang. Oc. 0, Obj. II.

Fig. 14. Das Herz der vorhergehenden Figur bei Oc. 0 und Ölimmersion.

Fig. 15. Querschnitt. Oc. 0, Obj. II. Länge des Embryos 5 mm, Schnittdicke 7,5 μ, vor dem Präparate 25, nachher 26 Herzschnitte. Geschnitten vom hinteren nach dem vorderen Körperende.

Fig. 16. Querschnitt durch das hypobranchiale Herzende eines älteren Embryos. Abzweigung des hypobranchialen Stologefäßes.

Tafel XXX.

Die Figg. 17—27 beziehen sich auf *Ciona intestinalis*.

Fig. 17. Querschnitt durch das Herz im Bereiche der Pericardialdrüse, Oc. 0, Obj. 0.

Fig. 18. Querschnitt durch die Herzraphe. Oc. 0, Obj. VI.

Fig. 19. Querschnitt durch die Herzwand. Oc. II, Obj. VI.

Fig. 20. Längsschnitt durch die Herzwand. Oc. II, Obj. VI.

Fig. 21. Epicard. Flächenpräparat (Methylenblaufärbung). Oc. II, Obj. V 1/2.

Fig. 22. Pericard. Flächenpräparat. Oc. II, Obj. V 1/2.

Fig. 23. Herzwand. Flächenpräparat. Die endocardiale Seite der Herzwand liegt oben, auf ihr eine amöboide Blutzelle. Ohne Kamera gezeichnet bei Oc. II, Obj. V 1/2.

Fig. 24. Fibrillen der Herzwand im Flächenpräparate. Oc. III, Ölimmersion 1/12.

Fig. 25. Hypobranchiales Herzostium längsgeschnitten. Ein Theil der Gefäßwand und des Epicards ist fortgelassen. Oc. I, Obj. V 1/2.

Fig. 26. Zellen der Pericardialdrüse. Oc. II, Ölimmersion 1/12.

Fig. 27. Querschnitt durch das Herz einer $2^1/_2$ mm langen *Ciona*. Oc. I. Obj. IV. Der Schnitt ist parallel zur Ventralfläche geführt.

Die Figg. 28—35 beziehen sich auf *Salpa africana*. Solitärthier.

Fig. 28. Querschnitt durch den mittleren Theil des Herzens. Oc. 0, Obj. 0.

Fig. 29. Querschnitt durch den hypobranchialen Gefäßstamm und die vorderste Herzspitze. Oc. 0, Obj. 0.

Fig. 30. Fibrillenbündel im Flächenbilde. Oc. 0, Ölimmersion 1/12.

Fig. 31. Querschnitt durch die Herzwand und das endotheliale Endocard. Oc. II, Obj. VI.

Tafel XXXI.

Fig. 32. Querschnitt durch die Herzraphe. Oc. 0, Obj. VI.

Fig. 33. Endotheliales Endocard im Flächenpräparate. Färbung mit Methylenblau. Oc. III, Obj. VI.

Fig. 34. Pericard im Flächenpräparate. Oc. I, Obj. VI.

Fig. 35. Herzwand im Längsschnitte. Oc. II, Obj. VI.

Fig. 36. Querschnitt durch das Herz der *Salpa africana* (Kettenform). Oc. 0, Obj. II.

Fig. 37. Schema des Baues der Herzmuskelfibrillen.

Fig. 38. *Salpa bicaudata*. Herz im Querschnitte. Oc. 0, Obj. 0.

Fig. 39. Herzraphe der *Salpa bicaudata* im Querschnitte. Oc. 0, Obj. VI.

Fig. 40. Querschnitt durch die Herzwand und das endotheliale Endocard der *Salpa bicaudata*. Oc. I, Obj. VI.

Fig. 41. Stück einer Zellgruppe der Herzmuskulatur im Flächenpräparate. *Salpa bicaudata*. Oc. 0, Ölimmersion 1/12.

Fig. 42. Hypobranchiales Herzende der *Salpa bicaudata* im Querschnitte. Oc. 0, Obj. II.

Fig. 43. *Salpa fusiformis*. Kettenthier. Herzquerschnitt. Oc. 0, Obj. II.

Fig. 44. *Salpa fusiformis*. Solitärthier. Herzquerschnitt. Der absteigende Schenkel des Stolo prolifer ist in der Zeichnung nur angedeutet. Oc. 0, Obj. II.

Fig. 45. *Salpa democratica*. Solitärthier. Querschnitt durch das Herz und den vorderen Theil des Eingeweidenucleus. Oc. I, Obj. II.

Fig. 46. Theil einer Zellgruppe aus der Herzwand der *Salpa democratica*. Solitärthier. Oc. 0, Ölimmersion 1/12.

Fig. 47. Querschnitt durch die Herzregion der *Salpa democratica* (Kettenthier). Oc. 0, Obj. IV.

Fig. 48. *Salpa democratica*. Kettenform. Herzquerschnitt. Oc. I, Obj. VI.



Untersuchungen über den Bau der Zelle.

I. Kern und Kernkörper.

Von

Prof. Dr. **E. Rohde**

(Breslau).

Mit Tafel XXXII—XL.

Inhalt.

I. Methodisches.

Zur Untersuchung kamen alle Arten von Zellen: Eier, Ganglienzellen, Muskelzellen, Drüsenzellen, Epithelzellen, Bindegewebszellen, Neurogliazellen, Blutzellen, und zwar bei den verschiedensten Thierklassen (Säugethieren, Amphibien, Fischen, Gastropoden, Hirudineen, Polychäten, Oligochäten, Nematoden und Arthropoden), ferner von den Protozoen die Kerne der Infusorien und von *Actinosphaerium.* Die Zellen der Metazoen wurden theils frisch auf Zupfpräparaten in Blut oder in Methylenblau, theils auf Schnitten nach Sublimat- und Osmiumsäurehärtung untersucht. Bei der Osmiumsäurebehandlung ist vor Allem wesentlich nicht zu große Stücke zu nehmen. Ich verwandte nur solche von höchstens $^1/_4$ Erbsengröße, ließ sie 10—15 Minuten in einer $1^0/_0$igen Osminsäure und darauf für mindestens 24 Stunden in Weigert'schem Pikrokarmin. In dieser Weise erzielte ich meist eine ganz vorzügliche Doppelfärbung von Kern und Zellleib. Die Sublimatschnitte wurden theils in Weigert'schem Pikrokarmin und Hämatoxylin (besonders von Delafield), theils mit rothblauen Farb-

stoffgemischen behandelt. Von letzteren leistete mir besonders das Jodgrünfuchsin in der ZIMMERMANN'schen Zusammensetzung ganz vorzügliche Dienste. Differenzirt wurde dabei nicht nur durch absoluten Alkohol nach den Angaben von AUERBACH, sondern auch durch Glycerin. Wie ich schon oft in meinen Arbeiten betont habe, giebt Glycerin ungleich schärfere Bilder als Kanadabalsam. Feinere Strukturverhältnisse lassen sich in letzterem überhaupt nicht erkennen. Hierzu kommt, dass man die Differenzirung der mit rothblauen Farbstoffgemischen behandelten Schnitte in Glycerin besser verfolgen und sistiren kann, als in Alkohol, weil sie in Glycerin viel langsamer sich vollzieht. Bei der Glycerindifferenzirung wurden die (durch verdünnten Alkohol) auf den Objektträger festgeklebten Schnitte für wenig Minuten in die Jodgrünfuchsinlösung übertragen, darauf, ohne dass der Farbstoff abgespült worden war, direkt mit einem Tropfen Glycerin bedeckt und unter das Deckglas gebracht. An dem einen Rande des letzteren wurde dann so lange neues Glycerin zugeführt und am entgegengesetzten Rande durch Fließpapier wieder entzogen, bis aller überschüssiger Farbstoff unter dem Deckglas entfernt schien. Die Differenzirung erfolgt meist innerhalb weniger Stunden, bisweilen aber langsamer, ausnahmslos aber nach 24 Stunden. Ist die Differenzirung vollendet, dann ist es nothwendig so viel Glycerin dem Präparat zu entziehen, dass nur eine minimal dünne Schicht von ihm unter dem Deckglas bleibt. In diesem Falle hält sich die Differenzirung sehr lange; nach meinen Erfahrungen bis 2 Jahre. Anderenfalls, d. h. bei zu viel Glycerin, geht sie leicht verloren.

Bemerken will ich noch, dass auch das WEIGERT'sche Pikrokarmin bei richtiger Behandlung nach Sublimathärtung sehr gelungene Doppelfärbung in vielen Fällen ergiebt, die mich vor manchem Irrthum bewahrt hat, zu der Jodgrün-Fuchsin-Färbung bei leichtfertiger Behandlung verleiten kann.

Die Protozoen wurden stets in folgender Weise behandelt. Ich sammelte die Thierchen zu mehreren Hundert in einem kleinen wenig Wasser enthaltendem Gefäß und goss dann eine 5%ige Sublimat-(kochsalz)lösung in überwiegender Menge zu, so dass die Thiere in eine etwa 3—4%ige Sublimatlösung zu liegen kamen. Nach einer Stunde brachte ich sie zuerst für kurze Zeit in 30gradigen Alkohol und führte sie dann ganz allmählich in 70gradigen Alkohol über. Die Färbung selbst habe ich stets auf dem Objektträger vollzogen, indem ich 10—12 Exemplare, ohne sie zu befestigen, mit einem Tropfen der Jodgrünfuchsinmischung für mehrere Minuten bedeckte,

dann mit Hilfe von Fließpapier die Farbstofflösung allmählich entfernte, um sie durch einen Tropfen Glycerin zu ersetzen, den ich schließlich mit einem Deckglas bedeckte. Sobald ich merkte, dass die Differenzirung eingetreten war, wurde das Glycerin wieder bis auf eine minimal dünne Schicht entzogen. So hielten sich die in der Regel wundervoll gelingenden Präparate auch hier ein Jahr und darüber unverändert.

Um jedem Irrthum vorzubeugen habe ich oft die verschiedensten Objekte (der Metazoen) auf einem und demselben Objektträger befestigt und dann mit Jodgrünfuchsin behandelt.

II. Nuclein.

1. Historisches.

Auerbach war der Erste, der die thierischen Zellen in systematischer Weise auf ihr Verhalten gegenüber rothblauen Farbstoffgemischen prüfte und speciell bei den Amphibien konstatirte, dass in den Kernen der verschiedensten Gewebszellen sich gewisse Körperchen stets roth, andere nur blau färbten[1]. Er stellte den Satz auf, dass das Chromatin Flemming's sich aus zwei färberisch und stofflich ganz verschiedenen Substanzen zusammensetzt[2], welche in Form von größeren oder kleineren stets scharf begrenzten und stark lichtbrechenden Körperchen auftreten. Nach ihrem färberischen Verhalten unterschied er diese Inhaltstheilchen des Kerns, die er Nucleolen nannte, in erythrophile (die rothen) und in cyanophile (die blauen). Bei Ausdehnung seiner Studien auf die Sexualzellen entdeckte er[3], dass die Kerne der Eizellen stets erythrophil reagirten, d. h. also die Inhaltskörperchen des Kerns sich roth färbten, während umgekehrt die Kerne der Spermatozoen sich ausgesprochen cyanophil verhielten. Er schloss daraus, dass die rothfärbbare Substanz das weibliche Sexualelement, die blaue dagegen das männliche darstellte, ferner dass alle vegetativen Kerne, da sie sowohl rothe wie blaue Körperchen enthielten, hermaphroditisch wären. Rosen[4] untersuchte

[1] Auerbach, Zur Kenntnis der thierischen Zellen. Sitzungsber. der Kgl. Preuß. Akad. der Wissensch. 1890.

[2] Über M. Heidenhain's Oxy- und Basichromatin cf. unten p. 514, 551 ff. und den Anhang p. 674.

[3] Auerbach, Über einen sexuellen Gegensatz in der Chromatophilie der Kernsubstanzen. Ebenda. 1891.

[4] Rosen, Über die tinktionelle Unterscheidung verschiedener Kernbestandtheile und der Sexualkerne. Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen. 1892.

in gleicher Weise die pflanzlichen Kerne, speciell der Liliaceen, und fand die AUERBACH'schen Beobachtungen durchaus bestätigt: die Gewebszellen enthielten rothe und blaue Körperchen, der generative Kern des Pollenkorns zeigte sich cyanophil, der Eikern erythrophil. Bezüglich der Deutung des mikroskopischen Bildes vertritt ROSEN aber Betreffs der vegetativen Kerne namentlich auf Grund der Untersuchung sich theilender Kerne, die AUERBACH nicht berücksichtigt hatte, in so fern einen anderen Standpunkt, als er erklärt, dass man es hier nicht mit zweierlei Chromatinsubstanzen zu thun habe, wie AUERBACH es aufgefasst hatte, sondern dass nur die blaufärbbaren Partien auf das chromatische Kerngerüst zu beziehen seien, die erythrophilen Inhaltskugeln aber den echten Nucleolen entsprechen. Auch den Ausdruck »cyanophile Nucleolen« will ROSEN nicht gelten lassen. Alle blauen nucleolenartigen Inhaltskugeln stellen nach ihm nur wenig konstante Theile des Kerngerüstes dar, die bei der Karyokinese in den Kernfaden übergehen und mit den echten (rothen) Nucleolen nichts als die äußere Form gemein haben und daher höchstens als Pseudonucleolen bezeichnet werden dürfen. ZACHARIAS gebührt das Verdienst nachgewiesen zu haben, dass die Cyanophilie auf dem Vorhandensein einer bestimmten Substanz beruht, nämlich des Nucleins, indem er zuerst[1] darauf aufmerksam machte, dass das Nuclein im Kerngerüst und Kernfaden allein vorkommt, ferner dass die männlichen Sexualkerne fast nur aus Nuclein bestehen, dieses in den weiblichen Geschlechtskernen aber beinahe vollständig fehlt, und später[2] zeigte einerseits, dass künstliche Nucleinpräparate aus rothblauen Farbstoffgemischen nur den blauen Farbstoff aufnehmen und festhalten, andererseits, dass die Thier- und Pflanzenzellen sich nur in ihren Nuclein-haltigen Theilen blau färben, sonst aber roth. ZACHARIAS sagt: »Es kann demnach auch das rothblaue Farbstoffgemisch, wenn es auf Gewebe angewandt wird, welche eine Vorbehandlung mit Salzsäure erfahren haben, mit herangezogen werden, wo es sich darum handelt, Menge und Vertheilung des Nuclein im Zellkern zu erkunden.

Nach KOSSEL[3] ist das Nuclein entweder reine Nucleinsäure, eine durch großen Phosphorreichthum ausgezeichnete Säure, oder eine Verbindung von Nucleinsäure und Eiweiß, in welchem Fall der Eiweiß-

---

[1] ZACHARIAS, Beiträge zur Kenntnis des Zellkerns und der Sexualzellen. Botan. Zeitg. 1887.

[2] ZACHARIAS, Über Chromatophilie. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. 1893.

[3] KOSSEL, Über die Nucleinsäure. Verh. der Berlin. physiol. Gesellsch. 1892. Arch. f. Anat. u. Physiol. von HIS u. DU BOIS-REYMOND. Physiol. Abth. 1892.

gehalt je nach der Ernährung und der Funktion des Kerns sehr wechselt. MALFATTI[1] konstatirte nun in Erweiterung der Beobachtungen von ZACHARIAS die interessante Thatsache, dass bei Anwendung rothblauer Farbstoffgemische die reine Nucleinsäure rein grün sich tingirt, P-ärmere Nucleine aber bläulich violett, bei großer P-Armuth selbst rein roth gefärbt werden. Ähnliche Beobachtungen verzeichnet LILIENFELD[2].

Anschließend an diese Befunde von ZACHARIAS, KOSSEL und MALFATTI habe ich sowohl die Protozoen wie auch die verschiedensten Gewebszellen bei einer großen Zahl von Thierklassen der Metazoen und zwar auf den verschiedensten Stufen ihrer Entwicklung auf ihren Gehalt an grün- resp. blaufärbbarer Substanz untersucht und bin dabei zu folgenden Resultaten gekommen:

2. Beschreibender Theil.

a. Protozoen.

(Taf. XXXVIII, Fig. 22—30.)

Behandelt man die **Infusorien** in der oben angegebenen Weise, d. h. legt man die mit Sublimat gehärteten und vorsichtig mit Alkohol behandelten Thierchen aus letzterem direkt in eine Jodgrün-Fuchsin-Mischung für wenige Minuten und überträgt sie dann in Glycerin, so tritt oft schon nach 30 Minuten, spätestens aber nach 24 Stunden die Differenzirung ein, wie sie die Figg. 22—26 auf Taf. XXXVIII von *Stylonychia*, *Paramaecium* und *Stentor* zeigen, d. h. die Kerne und zwar sowohl Makro- wie Mikronucleus stechen durch intensiv grüne Färbung in dem hellrothen Zellkörper hervor. Bei starker Vergrößerung erkennen wir, dass die Kerne (Makronucleus) theils aus größeren nucleolenartigen Kugeln, theils aus kleinen Körnchen, Mikrosomen (cf. das nächste Kapitel), bestehen, welche durch alle Übergänge mit einander verbunden sind, gleich intensiv grün gefärbt sind und also sehr phosphorreiche Nucleinkörper darstellen. Der Mikronucleus (*mi* in Fig. 26) sieht ähnlich homogen wie die Nucleolen des Makronucleus aus, lässt aber heller und dunkler grüne Stellen in seinem Inneren unterscheiden. Ich habe außer den abgebildeten noch eine große Zahl Infusorien untersucht und überall gleich cyanophile Kerne getroffen. Rothe Nucleolen fehlen überall.

---

[1] MALFATTI, Zur Chemie des Zellkerns. Ber. d. naturw.-medic. Vereins zu Innsbruck. 1891/1892. 20. Jahrg.

[2] LILIENFELD, Über die Wahlverwandtschaft der Zellelemente zu gewissen Farbstoffen. Arch. f. Anat. u. Phys. Phys. Abth. 1893.

Die Kerne von **Actinosphaerium** (Figg. 27—29 von Taf. XXXVIII), enthalten gleichfalls grün färbbare Substanz, d. h. stark phosphorhaltige Nucleinkörper in reichlicher Menge, aber nicht so ausschließlich, wie bei den Infusorien, sondern es tritt außer ihr noch eine fast farblose feine Körnelung auf, welche den ganzen Kern erfüllt und auf ein Plastingerüst zu beziehen ist, wie wir im zweiten Kapitel sehen werden. Die Nucleinkörper, welche sich besonders im Centrum des Kerns häufen, zeigen zwar dieselbe intensive Grünfärbung wie bei den Infusorien, aber eine wesentlich andere Form wie bei diesen. Zwar kommen auch hier mikrosomenartige kleine (grüne) Körnchen vor, die großen Nucleinkörper erscheinen aber nie als scharf begrenzte nucleolenartige Kugeln, sondern als meist ganz unbestimmt umrissene Klumpen von sehr wechselnder Gestalt, welche bisweilen fast homogen, meist aber gekörnt aussehen und wahrscheinlich zum großen Theil nur Mikrosomen-Konglomerate darstellen (cf. das dritte Kapitel) und als Makrosomen fernerhin bezeichnet werden sollen.

Dieselbe ausgesprochen grüne Farbe, wie die Nucleinkörper der eben beschriebenen »ruhenden« Kerne nehmen auch die Chromosomen der sich in karyokinetischer Theilung befindlichen Kerne (Fig. 30) an.

Das die Kerne umhüllende Zellplasma weist stets eine röthliche Färbung auf, wie wir sie schon bei den Infusorien getroffen haben und sie auch bei den Gewebszellen der höheren Thiere wiederfinden werden.

b. Ganglienzellen.

(Taf. XXXII—XXXIV.)

Hier treten zwei verschiedene Typen auf, uninucleoläre und multinucleoläre (cf. das dritte Kapitel).

Die **uninucleolären Ganglienzellen** (Taf. XXXIII, XXXIV) sind die verbreiteteren. Sie kommen u. A. bei den Wirbelthieren, Polychäten, Oligochäten, Hirudineen, Nematoden und Arthropoden vor.

Ich habe sie besonders bei den Wirbelthieren, speciell aus dem Spinalganglion des Hundes, der Katze und des Frosches sowie aus dem Sympathicus des Frosches, auf ihren Nucleingehalt hin untersucht. Figg. 3—14 der Taf. XXXIII stellen Spinalganglienzellen des Hundes, Fig. 5 von Taf. XXXIV eine solche vom Frosche nach Sublimathärtung und Jodgrünfuchsinbehandlung aus Schnittserien dar. Sie zeigen keine Spur von Grün, sondern bei schwacher Vergrößerung, abgesehen von einem (bisweilen zwei, selten drei) sehr großen knallroth gefärbten

Hauptnucleolus (FLEMMING's, cf. unten das vierte Kap.), einen hellvioletten oder wie besonders in Figg. 3—6 von Taf. XXXIII in Folge längeren Liegens in Glycerin einen mehr grauvioletten Ton. Dieser wird, wie wir bei genauerem Zusehen erkennen, wieder durch Nucleinkörper bedingt, welche theils mikrosomenartig klein, theils größer und dann meist mehr oder weniger kugelig und schärfer begrenzt, die Nebennucleolen FLEMMING's (cf. das virete Kap.), seltener mehr eckig und unbestimmt umrissen nach der Art der Makrosomen, wie wir sie bei *Actinosphaerium* kennen gelernt haben, sind.

Neben diesen Nucleinkörpern tritt in sehr verschiedener Ausbildung wieder noch ein fast farbloses Plastingerüst auf, bald in der Form einer sehr feinen Körnelung, bald als ein gleich zartes Faden- resp. Netzwerk (cf. besonders Figg. 3—6, Taf. XXXIII).

Nucleinkörper von der Art der eben als Nebennucleolen beschriebenen Bildungen sind auch in den Pflanzenzellen sehr verbreitet. Sie entsprechen den Pseudonucleolen ROSEN's (cf. oben) und sind besonders von ZACHARIAS genauer untersucht worden. ZACHARIAS[1] wies für die Pflanzen nach, dass die Nebennucleolen sich nicht nur durch ihre Färbung, sondern auch durch ihr sonstiges Verhalten (cf. unten die Einleitung des dritten Kapitels) als Nucleinkörper dokumentiren. Die ausführlichen Angaben, die ZACHARIAS über die Färbbarkeit der Nebennucleolen der Pflanzenzellen macht, fand ich zum großen Theil auch für die Nebennucleolen der Ganglienzellen bestätigt. Diese sind also, eben so wie die durch alle Zwischenformen mit ihnen verbundenen Mikrosomen und Makrosomen (cf. das dritte Kapitel), zweifelsohne Nucleinkörper, welche sich von denjenigen der Protozoen lediglich durch ihren geringeren Phosphorgehalt unterscheiden und desshalb nicht rein grün, sondern hellviolett tingiren (cf. oben p. 502 die Angaben von MALFATTI).

Ganz anders, als wie beim erwachsenen Thiere, sehen die Kerne auf den **frühesten Entwicklungsstufen** der Ganglienzellen aus, wie man besonders bei den Larven der Amphibien (Frosch und Triton) verfolgen kann (Figg. 1—4 von Taf. XXXIV). Wie wir wissen, nehmen die Ganglienzellen ihren Ursprung aus dem Epithel des Centralkanals des Rückenmarks. Die Kerne dieses Epithels (Figg. 1 bis 3) zeigen bei den Frosch- und Tritonlarven nach Jodgrünfuchsinbehandlung durchweg dieselbe intensiv grüne Farbe, wie bei den

[1] ZACHARIAS, Über das Verhalten des Zellkerns in wachsenden Zellen. Flora. 1895. Erg.-Bd. p. 220—222.

Protozoen, besonders den Infusorien. Die grünen Nucleinkörper selbst sind sehr verschieden groß, bei Triton oft sehr ähnlich wie bei *Actinosphaerium* geformt und beim Frosch nicht selten nucleolenartig abgerundet. Neben dem Epithel in geringerer oder weiterer Entfernung von demselben trifft man häufig junge Ganglienzellen auf verschiedenen Entwicklungsstadien, die kleinsten (Fig. 2*gz*) sind meist noch so ausgesprochen grünkernig wie die Epithelzellen des Centralkanals. Auch ihr Hauptnucleolus, welcher offenbar aus einem der großen Nucleinkörper der Epithelkerne hervorgeht (cf. viertes Kapitel) ist oft noch gleich grün. Bei manchen dieser jungen Ganglienzellen, besonders bei Triton (Fig. 1) ist ein solcher überhaupt noch nicht zu unterscheiden.

Je größer die Ganglienzellen werden (cf. Fig. 3), desto mehr verliert sich das Grün ihrer Kerne: der Hauptnucleolus wird bald roth bis auf eine schmale Randzone, die sich sehr lange grün erhält, oft noch beim erwachsenen Thiere; aus den grünen Nucleinkörpern gehen die hellvioletten Mikrosomen und Nebennucleolen hervor, die wir bei den ausgebildeten Thieren im Ganglienzellkern getroffen haben.

Genau dieselben Verhältnisse kehren in den Spinalganglien der Larven wieder (Fig. 4 von Taf. XXXIV). Hier treffen wir, besonders im Centrum, eine große Anzahl ganz grüner Kerne von demselben Bau wie die Epithelkerne des Centralkanals und neben ihnen die Ganglienzellen wieder auf verschiedenen Entwicklungsstufen: von solchen, die nur einen kleinen Plasmabelag zeigen, der dann meist einseitig dem Kern anliegt, sehen wir alle Übergänge bis zu Formen mit voll entwickeltem Zellleib. Bei den jüngsten Ganglienzellen unterscheiden sich wieder die Kerne in der Färbung und Struktur oft nur wenig oder gar nicht von den Epithelkernen des Centralkanals, in der weiteren Entwicklung differenziren sich dann die Kerne genau in der für das Rückenmark beschriebenen Weise[1].

Auch im erwachsenen Frosch begegnet man im Spinalganglion oft neben den großen Ganglienzellen mit hellviolettem Kern, wie uns eine solche Fig. 5 der Taf. XXXIV zeigt, ganz kleine Ganglienzellformen (cf. Fig. 17 der Taf. XXXIII), in deren Kernen die Nucleinkörper viel dunkler blau resp. grün als in den großen Ganglienzellen erscheinen und der Hauptnucleolus erst einen schwachen Anflug von roth in seinem Inneren zeigt. Diese kleinen Ganglienzellen, die oft

[1] Cf. hierüber auch meinen Aufsatz: »Die Ganglienzelle«. Diese Zeitschr. 1898.

gruppenweise zusammenliegen, stellen offenbar ebenfalls Jugendstadien dar. Sie finden sich auch im Spinalganglion der Säugethiere (Figg. 18 bis 20 der Taf. XXXIII), aber seltener als beim Frosch.

Ein ganz anderes färberisches Verhalten der Kerne als die eben beschriebenen uninucleolären Ganglienzellen weisen die **multinucleolären** Ganglienzellen (Taf. XXXII) auf, die bei den Gastropoden vorkommen. Sie sind durchschnittlich viel größer als die Spinalganglienzellen der Wirbelthiere, theilweise erlangen sie sogar ganz kolossale Dimensionen. Da ferner die Kerne auch im Vergleich zum Ganglienzellleib sehr groß, d. h. nicht selten nur von einer verhältnismäßig schmaleren Protoplasmazone umhüllt sind, so haben wir es also hier durchweg mit sehr großen Kernen zu thun. Diese mächtigen Kerne sind nun nicht nur durch das Auftreten sehr vieler roth färbbarer oft sehr voluminöser Nucleolen gegenüber den uninucleolären Kernen der Wirbelthierganglienzellen charakterisirt, sondern vor Allem durch das tinktionelle Verhalten ihrer Nucleinkörper, welche sich durch Jodgrünfuchsin gleich intensiv grün färben, wie bei den Protozoen und embryonalen Ganglienzellkernen der Wirbelthiere (Taf. XXXII, Figg. 1—5). Auch in der Form unterscheiden sich die Nucleinkörper der Gastropoden-Ganglienzellen wesentlich von denjenigen der Wirbelthier-Ganglienzellen, in so fern die makrosomenartigen Bildungen meist die Mikrosomen überwiegen (cf. das dritte Kapitel).

Wie im vierten Kapitel noch dargelegt werden wird, nimmt bei den Gastropoden-Ganglienzellen die Zahl der rothen Nucleolen im Allgemeinen mit der Größe der Ganglienzellen zu und wird bei den größten Ganglienzellen, welche gleichzeitig die ältesten sind, oft sehr bedeutend. Die kleinsten, d. h. die jüngsten (cf. das vierte Kapitel) Ganglienzellformen zeigen entweder nur einen einzigen erythrophilen Nucleolus oder erscheinen ganz ohne einen solchen, weisen dann aber meist ein oder mehrere größere nucleolenartig abgerundete grüne Nucleinkörper auf. Ihre Kerne bestehen also dann nur aus cyanophiler Substanz, verhalten sich demgemäß ganz ähnlich wie die embryonalen Ganglienzellen der Wirbelthiere. Übergangsformen zwischen den grünen und rothen Nucleolenstadien sind ebenfalls häufig (cf. das vierte Kapitel)[1].

Auch den multinucleolären Ganglienzellen fehlt die Plastin-Grundsubstanz, die wir bei fast allen bisher beschriebenen Kernen getroffen

---

[1] Cf. meinen Aufsatz: »Die Ganglienzellen«. l. c.

haben, nicht, sondern sie ist im Gegentheil hier oft sehr entwickelt. Sie erscheint, besonders deutlich bei den großen Ganglienzellen der Meeresgastropoden (*Aplysia*, *Pleurobranchus*), bald als äußerst feinkörnige, bald als deutlich fädige Masse, welche namentlich nach Behandlung der Schnitte mit Hämatoxylin scharf hervortritt, da sie hier ganz ungefärbt bleibt, während die Nucleinkörper wie die Nucleolen sich intensiv färben (Fig. 10—15, Taf. XXXII) (cf. das dritte Kapitel).

c. Eizellen.

(Taf. XXXV—XXXVIII.)

Bei den Eiern begegnen wir, was den allgemeinen Bau anbetrifft, demselben Gegensatz wie bei den Ganglienzellen, d. h. **uninucleolären** und **multinucleolären** Kernformen. Auch hier sind die ersteren wieder die bei Weitem kleineren. Mit diesem Unterschiede verbindet sich hier aber nicht auch eine Divergenz im färberischen Verhalten der Nucleinkörper. Diese färben sich bei keinem der beiden Kerntypen des Eies grün, sondern in beiden Fällen hellviolett, bisweilen mit einem schwachen Anflug von roth (Taf. XXXVI, XXXVII Fig. 5, XXXVIII Fig. 1). Sie sind also bei den Eiern stets phosphorarm. Was die Form der Nucleinkörper betrifft, so wiederholen sich bei den uninucleolären Eiern, die ich besonders bei den Säugethieren studirt habe, fast genau die Verhältnisse der uninucleolären Ganglienzellen, d. h. die Nucleinkörper sind zum Theil mikrosomartig klein, zum Theil größer und dann oft nucleolenartig abgerundet und schärfer begrenzt, d. h. es kommen auch hier wieder wie bei den Ganglienzellen dem einzigen großen knallroth sich tingirenden Hauptnucleolus gegenüber färberisch anders als der letztere sich verhaltende Nebennucleolen im Sinne FLEMMING's zur Unterscheidung (Taf. XXXVIII, Fig. 1). Auch bei den multinucleolären Eiern der niederen Wirbelthiere, d. h. der Fische und Amphibien, die viele sehr verschieden große, theilweise sehr voluminöse bei Anwendung von Jodgrün-Fuchsin sich intensiv roth färbende Nucleolen enthalten (Taf. XXXVI und XXXVII), variiren die Nucleinkörper sehr stark im Durchmesser (cf. bes. Taf. XXXVI).

Auf die sehr komplicirten Verhältnisse, die die Nucleinkörper sowohl bei den uni- wie den multinucleolären Eizellen zeigen, will ich hier nicht näher eingehen, sondern diesbezüglich auf das dritte Kapitel verweisen, und nur bemerken, dass die Nucleinkörper, besonders deutlich bei den multinucleolären Eiern, in engen genetischen Beziehungen zu den Nucleolen stehen (cf. Taf. XXXV).

Dass wir es in den verschieden großen hell bis rosa violetten körnigen Bildungen, welche neben den intensiv rothen Nucleolen massenhaft den Kern der Eier erfüllen (cf. z. B. Taf. XXXVI, Figg. 10, 14, 16), thatsächlich mit Nucleinkörpern zu thun haben, ist von Carnoy[1] durch mikrochemische Untersuchungen nachgewiesen worden.

Vergleichen wir mit den bisher berücksichtigten älteren Eiern die **allerjüngsten Eistadien** (Taf. XXXVI, Figg. 1—7, Taf. XXXVIII, Fig. 2), so treffen wir abermals denselben Unterschied gegenüber den älteren, wie wir ihn bei den Ganglienzellen konstatirt haben, d. h. in den Kernen der jüngsten Eier nehmen die Nucleinkörper stets wieder eine intensiv grüne Färbung durch Jodgrünfuchsin an und zwar sowohl bei den uninucleolären Eiern der Säuger (Taf. XXXVIII, Fig. 2), wie den multinucleolären der Fische (Taf. XXXVII, Fig. 3*a*, Fig. 4) und Amphibien (Taf. XXXVI, Figg. 1—7), während die Nucleolen hier meist noch ihren knallrothen Ton bewahren[2]. Doch haben letztere auch hier, wie bei den Ganglienzellen, ein grünes Vorstadium (cf. das vierte Kapitel). Die grünen Nucleinkörper der jüngsten Eier erscheinen theils als Mikrosomen, theils als Makrosomen, theils nucleolusartig[3] (cf. bes. Taf. XXXVI, Fig. 1—7).

Neben den Nucleinkörpern und Nucleolen enthält auch der Eikern stets wieder noch ein Plastingerüst, das bei Jodgrünfuchsin fast farblos bleibt und genau wie bei den multinucleolären Ganglienzellen, besonders nach Hämatoxylinbehandlung den beiden anderen Kernelementen gegenüber zur scharfen Unterscheidung kommen. Es zeigt sich dann auf den Schnitten in der Regel als äußerst feinkörnige fast farblose Masse (Taf. XXXV, Fig. 1*B*, Taf. XXXVIII, z. B. Fig. 5, 12), besteht aber nach den sehr eingehenden Untersuchungen Carnoy's aus einem Netzwerk feinster Fädchen (cf. drittes Kapitel).

---

[1] Carnoy et Lebrun, La Vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. La Cellule. 1897, 1898.

[2] Die Nucleolen verlieren bei längerem Liegen in Glycerin ihre knallrothe Farbe, d. h. sie verblassen stark. Die grüne Farbe der Nucleinkörper der jungen Zellkerne erhält sich aber sehr lange (ein Jahr und darüber), auch im Glycerin fast unverändert, wie dies auf Taf. XXXVIII die Fig. 1*a* von *Cobitis* zeigt.

[3] Betont sei, dass nach Jodgrünfuchsinbehandlung auf einem und demselben Schnitte die Kerne der jüngsten Eier stets grünkernig, die der älteren Eier ausnahmslos violett erscheinen, und zwar sowohl bei den uninucleolären wie multinucleolären Eiern, so dass also auch hier die so verschiedene Färbung nicht durch einen Fehler der Behandlung resp. der Differenzirung hervorgerufen sein kann.

d. Drüsenzellen.

(Taf. XXXIX.)

Auch hier sind die kleineren Kernformen wieder uninucleolär, die größeren multinucleolär. In beiden Kerntypen färben sich aber im schroffen Gegensatz besonders zu den Eikernen die Nucleinkörper durch Jodgrünfuchsin stets ausnahmslos intensiv grün.

Die **uninucleolären** Drüsenkerne habe ich besonders bei den Malpighi'schen Gefäßen von *Blatta* untersucht. Die Nucleinkörper sind hier (cf. Figg. 10—24) sehr verschieden stark, meist aber ziemlich groß und entweder makrosomartig vielgestaltig oder nucleolenförmig abgerundet. Ein Plastingerüst kommt nur undeutlich zur Unterscheidung (cf. drittes Kapitel). Wohl aber findet sich zwischen den meist locker gelagerten Nucleinkörpern eine fast strukturlos erscheinende ebenfalls schwach grün färbbare Substanz, ein Enchylema, über das ich noch im dritten Kapitel eingehender sprechen werde. Neben den grünen Nucleinkörpern treten in den meisten Kernen ein bis zwei, selten mehr, knallroth färbbare Nucleolen auf (Figg. 10—19).

Ähnlich sind auch die Speicheldrüsenkerne und die drüsigen Epithelkerne des Darmkanals (Fig. 30) bei *Blatta* gebaut.

Multinucleoläre und gleichzeitig verhältnismäßig wieder sehr große Kerne enthalten die Spinndrüsen der Raupen, von denen mir als Untersuchungsobjekt die große *Saturnia pernyi* vorgelegen hat. Ich habe hier vier ganz verschiedene Raupenentwicklungsstufen studirt und überall (cf. Figg. 1—9) die Nucleinkörper der Spinndrüsenkerne gleich ausgesprochen grün färbbar getroffen wie bei den Malpighischen Gefäßen von *Blatta*. Nur sind sie hier überwiegend mikrosomenartig klein und sehr dicht gelagert. Die Kerne erscheinen stets vollgepfropft von grün färbbarer Substanz. Die erythrophilen Nucleolen treten hier oft in ungeheurer Menge (cf. Figg. 2, 6, 7) und stets dann in sehr wechselnder Größe auf. In vielen Kernen fehlen sie aber ganz (cf. das dritte und vierte Kapitel).

Zum Schluss will ich noch ein paar Kernarten anführen, die ebenfalls ausgesprochen cyanophil reagiren, von mir aber nur gelegentlich beobachtet worden sind. Hierher gehören die Neurogliakerne, sowohl der Wirbelthiere (*ng* auf Taf. XXXIII Figg. 16, 17, 21—23) als der Wirbellosen (*ng* auf Taf. XXXII, Figg. 1—5), ferner alle Bindegewebs- und Epithelkerne (cf. z. B. auf Taf. XXXVIII, Fig. 1 *fepk*), schließlich die Kerne der rothen und weißen Blutkörper-

chen. Von den Bindegewebs- und Epithelkernen giebt bereits Auerbach an[1], dass sie stets reich an grün färbbarer Substanz sind. Auch die Muskelkerne von *Cobitis* wie der Frosch- und Tritonlarven zeigten meist viel grüne Nucleinkörper.

3. Zusammenfassung und Allgemeines.

Überblicken wir die eben mitgetheilten Befunde, so können wir zunächst die interessante Thatsache konstatiren, dass die Nucleinkörper bei allen Zellen in den frühesten Jugendstadien ausnahmslos ungemein reich an Phosphor sind, d. h. sich stets durch Jodgrünfuchsin intensiv grün färben, in der weiteren Entwicklung der Zellen sich aber in den einzelnen Geweben verschieden verhalten, in so fern sie bei einem Theil der Zellen (z. B. die meisten, d. h. die uninucleolären Ganglienzellen, die multi- und uninucleolären Eier) ihren Phosphorgehalt stark verlieren und dann eine hellviolette Färbung annehmen, in anderen Zellen (z. B. multinucleoläre Ganglienzellen und alle Drüsenzellen) aber dauernd ihren Phosphorreichthum bewahren.

Gehen wir specieller auf diese Erscheinung ein, so muss vorerst betont werden, dass Rosen[2] auf botanischem Gebiet bei Fortführung seiner Untersuchungen (cf. oben) über die Erythrophilie und Cyanophilie der Zellkerne theilweise zu ähnlichen Resultaten gekommen ist. Er fand, dass die jungen, noch nicht differenzirten Zellen des Meristemgewebes, welche sich häufig theilten, ausschließlich grüngefärbte Kerne enthielten, dass dagegen die Kerne, je älter die Zellen wurden, je mehr sie sich zu einer bestimmten Funktion differenzirten und je seltener sie sich theilten, immer mehr Chromatin, d. h. Nucleinbestandtheile verlieren, mit anderen Worten, dass der Verlust des Chromatins Hand in Hand mit dem Schwinden der Theilungsfähigkeit der Zellen geht, bis schließlich die Zellen des Dauergewebes mit dem Chromatin resp. Nuclein auch die Theilungsfähigkeit fast ganz verlieren. »So zeigt,« sagt Rosen, »die Farbenreaktion das Alter der Kerne und damit der Zellen an, oder genauer, lehrt uns, ob die Zellen einer regen Vermehrung fähig sind oder nicht[3].«

---

[1] Auerbach, l. c.

[2] Rosen, Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenzellen. III. Kerne und Kernkörperchen in meristematischen und sporogenen Geweben. Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Bd. VII.

[3] Rosen kommt auf Grund seiner Beobachtung, dass das Chromatin, das er, wie bemerkt, mit dem Nuclein identificirt, in den erwachsenen Pflanzenzellen

Die Pflanzenzellen stimmen also in so fern mit den thierischen Zellen überein, als auch sie in der Jugend stets sehr phosphorreiches, d. h. grünfärbbares Nuclein enthalten. Während aber nach ROSEN's Auffassung das Chromatin der Zellen in den wachsenden und sich differenzirenden Pflanzenzellen stark oder ganz schwindet, erhält sich das Nuclein nach meinen Beobachtungen in den Kernen der thierischen Zellen dauernd in großer Menge, nur sein Phosphorgehalt nimmt in vielen Fällen stark ab, bleibt aber in anderen, wie bemerkt, fast unverändert bestehen. Ferner hat das Zusammentreffen von starker Theilungsfähigkeit und stark phosphorhaltigem, d. h. grünfärbbarem Nuclein bei den thierischen Zellen keine allgemeine Gültigkeit. Für viele Zellen trifft es allerdings zu. Hierher gehören zunächst die jüngsten Stadien der Kerne der Wirbelthierganglienzellen, denn das Epithel des Centralkanals des Rückenmarks, aus dem die Ganglienzellen ihren Ursprung nehmen, ist nicht nur gekennzeichnet durch enormen Nucleingehalt seiner Kerne (cf. z. B. Figg. 1—3 auf Taf. XXXIV) sondern auch bekannt durch die vielen Karyokinesen (cf. *x* in Fig. 1 von Taf. XXXIV). Die Chromosomen theilen hier die intensiv grüne Färbung der Nucleinkörper der nicht in Theilung begriffenen Kerne (cf. Fig. 1 der Taf. XXXIV). Gleich den Epithelkernen des Rückenmarks sind wohl sämmtliche jugendliche Epithelkerne durch starken Nucleingehalt ausgezeichnet. Wo ich wenigstens auf solche in meinen Präparaten stieß, konnte ich dies stets konstatiren (cf. z. B. *fepk* in Fig. 1 der Taf. XXXVIII). Gerade bei Epithelien ist aber eine rege Zellvermehrung durch Karyokinese eine allgemeine Erscheinung. Ferner passen in den Rahmen des ROSEN'schen Satzes die Neurogliakerne, welche sowohl bei den Wirbelthieren als bei den wirbellosen stark nucleinhaltig sind (cf. *ng* in Figg. 16, 17, 21—23 auf Taf. XXXIII und in Figg. 1—5 der Taf. XXXII) und von mir öfter in Karyokinese getroffen

---

verloren geht, zu dem Schluss, dass das Chromatin in der Pflanzenzelle nur eine untergeordnete Bedeutung haben kann. Er sagt: Die Dignität der Nucleolen steigt also nach meinen Untersuchungen, so wie die des Chromatins fällt. An anderer Stelle schreibt ROSEN: »Für die Bedeutung des Nucleins für die Zelle« sind wir so wenig unterrichtet, dass der Annahme zunächst kein Bedenken entgegen steht, dass es chemische oder auch mechanische Leistungen der Zelle gäbe, für deren Zustandekommen die Gegenwart von Nuclein erforderlich wäre, beispielsweise könnte es sich herausstellen, dass Zellen, welche bestimmte Stoffe erzeugten (Drüsenzellen), dauernd cyanophile Kerne behielten. ROSEN's Vermuthung bezüglich der Drüsenzellen hat sich also nach meinen Untersuchungen als vollständig begründet erwiesen (cf. p. 509 und p. 512).

worden sind. Schließlich sind hier wohl auch die Kerne der Bindegewebszellen und der Lymphkörperchen anzureihen, die stets eine ausgeprägte Cyanophilie zeigten. Auch die Kerne von *Actinosphaerium* gehören hierher, da sie (cf. Taf. XXXVIII, Fig. 27—30) stets grünfärbbare Nucleinkörper in großer Menge enthalten und sich oft karyokinetisch theilen.

Dagegen trifft die Rosen'sche Theorie nicht zu für die großen multinucleolären Ganglienzellen der Gastropoden und alle Drüsenzellen, die dauernd intensiv grünfärbbare Nucleinkörper, und zwar in ungeheurer Menge, enthalten, karyokinetische Theilungen aber nicht mehr durchmachen. Wenigstens habe ich hier nie Karyokinesen gesehen und bezweifle, dass sie überhaupt vorkommen. Diesen beiden Zellarten dürften sich ferner die rothen Blutkörperchen der Wirbelthiere anreihen, die sich auf meinen Präparaten stets deutlich grünkernig zeigten, Theilungen aber kaum mehr durchmachen, schließlich die Spermatozoenkerne, deren ausgeprägter Cyanophilie bereits in der Einleitung gedacht worden ist.

Strassburger[1] geht so weit, die cyanophile Reaktion der Zellkerne lediglich auf begonnene oder nicht beendete Theilung zurückzuführen. Er sagt: »Wir könnten diese cyanophile Reaktion der Zellkerne geradezu als die karyokinetische bezeichnen.« Wenn wir einen Blick auf die Figg. 1—3 der Taf. XXXIV und Fig. 27—30 der Taf. XXXVIII werfen, von denen die ersteren die Chromosomen des Centralkanalepithels von Amphibien, die zweiten die Chromosomen von *Actinosphaerium* zeigen, so erscheint eine solche Auffassung nicht nur verständlich, sondern sie trifft hier und wahrscheinlich in noch vielen anderen Fällen auch das Richtige. Dass sie aber nicht überall zur Erklärung der Cyanophilie der Zellkerne ausreicht, beweisen wieder die cyanophilen, aber sich nicht karyokinetisch theilenden Kerne der multinucleolären Ganglienzellen und der Drüsenzellen (cf. Fig. 1—5, Taf. XXXII und Taf. XXXIX).

Eben so wenig trifft hier das zweite Moment zu, welches Strassburger der Cyanophilie der Zellkerne zu Grunde legt. Ob nämlich die Kerne, die sich karyokinetisch getheilt haben, in ihrer weiteren Entwicklung cyanophil oder erythrophil werden, das wird nach Strassburger lediglich durch die schlechtere oder bessere Ernährung derselben bedingt, worunter Strassburger eine direkte Aufnahme von erythrophilem Protoplasma des Zellleibes seitens des

[1] Strassburger, Über das Verhalten des Pollens etc. Jena 1892.

Kernes versteht. Je größer der Zellleib ist, desto günstiger sollen die Verhältnisse für die Ernährung des Kerns liegen. Daher erkläre es sich, warum die Eikerne, die von einem mächtigen Zellleib umgeben sind, erythrophil sind, die Samenkerne dagegen mit ihrem spärlichen Protoplasmabesatz cyanophil bleiben. Diese Auffassung STRASSBURGER's wird aber vollständig widerlegt durch die Thatsache, dass die Kerne der multinucleolären Ganglienzellen trotz der ganz bedeutenden Dimensionen des Zellleibes, die denen des Eies kaum nachstehen, ausgesprochen cyanophil sich verhalten (cf. Figg. 1 bis 5 der Taf. XXXII). Dasselbe gilt von den multinucleolären Spinndrüsenzellen von *Saturnia* (Figg. 1, 3, 4 von Taf. XXXIX).

Zwischen den Gewebszellen finden sich also bezüglich des Nucleingehaltes ihrer Kerne ganz ähnliche Unterschiede wie bei den Geschlechtskernen, in so fern ein Theil der Gewebskerne gleich dem männlichen Geschlechtskern ungemein reich an grünfärbbarer Substanz ist, andere dagegen gleich den Eikernen solche nicht erkennen lassen.

Bezüglich der chromatischen Differenz der Geschlechtskerne ist von ZACHARIAS betont worden, dass beim Sexualakt stets eine nucleinreiche (d. h. das Spermatozoon) und eine nucleinarme Zelle (d. h. die Eizelle) zur Vereinigung kommen. Nach meinen und CARNOY's Untersuchungen sind die Eizellen durchaus nicht arm an Nucleinkörpern, dagegen sind die letzteren sehr wenig phosphorhaltig im Vergleich zu den Spermakernen. Wohl könnte man daher an die Möglichkeit denken, dass die phosphorarmen Eizellen die Fähigkeit zu weiteren Theilungen erst durch die Aufnahme der phosphorreichen Spermatozoen erlangen, da ja auch bei den jungen Gewebszellen starker Phosphorgehalt der Nucleinkörper und Theilungsfähigkeit Hand in Hand gehen und letztere an erstere gebunden scheint.

III. Kernstruktur.

1. Historisches.

Mit FLEMMING[1] unterscheidet heute eine große Anzahl von Forschern (Zoologen wie Botaniker) im Kern, abgesehen von den Nucleolen, ein für Farbstoffe sehr empfängliches Kerngerüst und eine schwer färbbare Zwischensubstanz, die von HERTWIG den Namen Kernsaft bekommen und allgemein behalten hat. Das Kerngerüst wird als ein bald weiteres bald dichteres Netzwerk feinerer Fäden oder stärkerer

[1] FLEMMING, Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. 1882.

Balken angenommen, die sich in den Knotenpunkten oft verdicken (Netzknoten) und außer der eigentlichen färbbaren Substanz, dem Chromatin, noch eine minder tinktionsfähige Grundsubstanz enthalten, die seit SCHWARZ[1] meist als Linin bezeichnet wird. FLEMMING glaubte Anfangs, dass das Chromatin in den Netzen eine mehr zusammenhängende einheitliche Lage darstellt, während Andere (BALBIANI[2], PFITZNER[3], HEIDENHAIN[4] etc.) das Chromatin aus distinkten Körnchen zusammengesetzt annehmen, eine Auffassung, die stetig mehr an Boden gewinnt und wohl von FLEMMING heute auch getheilt wird.

Nach HEIDENHAIN[4] tritt das Chromatin, das er aus Mikrosomen, d. h. feinen Körnchen zusammengesetzt annimmt, im Kern in zwei verschiedenen Arten auf, nämlich als Basichromatin, das sich mit basischen Anilinfarben tingirt und als Oxychromatin, das nur für saure Anilinfarbstoffe empfänglich ist. Ersteres entspricht allein dem FLEMMING'schen Chromatin und kommt meist nur in den gröberen Kerngerüsten, dem eigentlichen chromatischen Gerüst FLEMMING's vor, während das letztere die von den Autoren als Kernsaft bezeichneten Räume erfüllt, aber ebenfalls ein Gerüstwerk darstellt, das nur durch größere Feinheit von dem FLEMMING'schen Kerngerüst sich unterscheidet, aber eine Fortsetzung des letzteren darstellt.

REINKE[5] und mit ihm WALDEYER[6] unterscheiden außer dem Oxychromatin und Basichromatin HEIDENHAIN's noch eine dritte Art von Körnchen, welche größer als die beiden anderen und besonders durch ihre Quellbarkeit ausgezeichnet sind, wesshalb REINKE

---

[1] FR. SCHWARZ, Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas. COHN's Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Bd. V. Heft 1.

[2] E. G. BALBIANI, Sur la structure du noyau des cellules salivaires chez les larves de Chironomus. Zool. Anz. 1881.

[3] W. PFITZNER, Über den feineren Bau der bei der Zelltheilung auftretenden fadenförmigen Differenzirung des Zellkerns. Morphol. Jahrb. 1881.

[4] M. HEIDENHAIN, a) Beiträge zur Kenntnis der Topographie und Histologie der Kloake und ihrer drüsigen Adnexe bei den einheimischen Tritonen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXV. 1890. — b) Über Kern und Protoplasma. Festschr. f. KÖLLIKER. 1892. — c) Neue Untersuchungen über die Centralkörper etc. Arch. für mikr. Anat. Bd. XLIII. 1894. — d) Anatom. Anz. 1900. Cf. Ausführlicheres über die HEIDENHAIN'schen Beobachtungen und Ansichten unten p. 550 ff. und 674 ff. HEIDENHAIN hat schon vor AUERBACH im Jahre 1890 auf die Doppelfärbbarkeit des Chromatins aufmerksam gemacht.

[5] REINKE, Zellenstudien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIII. 1894.

[6] W. WALDEYER, Die neueren Ansichten über den Bau und das Wesen der Zelle. Deutsche Medicin. Wochenschrift. 1895.

sie Ödematin nennt. Alle drei Körnchenarten sollen nach Reinke in einer homogenen Grundsubstanz, die er als Linin bezeichnet, eingebettet sein, welch' letztere dadurch einen pseudowabigen Bau enthält, wie Reinke es ausdrückt.

Nach Auerbach[1] setzt sich der Kern aus vollständig isolirten, scharf begrenzten, stark lichtbrechenden Körperchen zusammen, die er Nucleolen nennt und in einer homogenen Grundsubstanz liegen lässt (cf. Ausführlicheres oben p. 500).

Eine wesentlich andere Auffassung vertritt Bütschli[2], welcher annimmt, dass der Kern gleich dem Zellleibe sich aus Waben aufbaut, deren Wände aus Nuclein bestehen, während ihr Inhalt den Kernsaft darstellt.

Von einer dritten Gruppe von Forschern wird eine ausschließlich granuläre Struktur des Kerns vertreten, so besonders von Altmann[3], der den Kern durchweg nur aus Körnchen zusammengesetzt hält, d. h. sowohl dem Kerngerüst wie dem Kernsaft einen lediglich körnigen Bau zuschreibt. Die Körnchen des Kernsaftes, die nur durch bestimmte Methoden zur Ansicht gebracht werden können, nennt er Granula, diejenigen des Chromatins intergranuläre Substanz. Im Gegensatz zu seiner früheren Auffassung schließt sich Altmann in seinen letzten Arbeiten in so fern der allgemeinen Anschauung an, als er die intergranuläre Substanz für das wesentlichste Kernelement, seine Granula dagegen für Stoffwechselprodukte erklärt.

Einen ebenfalls ausschließlich körnigen Bau des Kerns nimmt u. A. auch Metzner[4] an.

Zacharias[5] stellt die chemische Seite in den Vordergrund und

---

[1] Auerbach, l. c.

[2] Bütschli, Unters. über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892.

[3] Altmann, a) Über Kernstruktur und Netzstrukturen. Archiv für Anat. u. Phys. Phys. Abth. 1892. — b) Die Granulalehre u. ihre Kritik. Ibid. 1893. — c) Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. Leipzig. I. Aufl. 1890. II. Aufl. 1894. — d) Über Kernstruktur und Kerntechnik. Verh. d. anat. Gesellsch. Göttingen 1893.

[4] Metzner, Beiträge zur Granulalehre. Arch. f. Anat. u. Phys. Phys. Abth. 1894.

[5] Zacharias, Über die chemische Beschaffenheit des Zellkerns. Botan. Ztg. 1881. — Über den Zellkern. Ibid. 1882. — Über Eiweiß, Nuclein und Plastin. Ibid. 1883. — Über den Nucleolus. Ibid. 1885. — Beiträge zur Kenntnis des Zellkerns und der Sexualzellen. Ibid. 1887. — Über Chromatophilie. Berichte der deutsch. botan. Gesellsch. 1893. — Über die chemische Beschaffenheit von Cytoplasma und Zellkern. Ibid. 1893. — Über Beziehungen des Zellenwachsthums zur Beschaffenheit des Zellkerns. Ibid. 1894. — Über das Verhalten des Zellkerns in wachsenden Zellen. Flora. 1895. Erg.-Bd.

unterscheidet im Zellkern Plastin, Nuclein und Eiweiß. Die ersteren beiden sind dem letzteren gegenüber durch ihre Unlöslichkeit in Pepsin-Salzsäure charakterisirt und unterscheiden sich selbst unter einander durch ihr Verhalten einerseits gegen 10%ige Kochsalzlösung, andererseits gegen Salzsäure, die im Verhältnis von 4:3 mit Wasser verdünnt ist, in so fern von diesen Nuclein gelöst, Plastin aber nicht angegriffen wird. Die das Nuclein enthaltenden Theile des Kerns, die Nucleinkörper, sind nach ZACHARIAS ferner stark lichtbrechend und verhalten sich, wie wir bereits aus dem zweiten Kapitel wissen, bei Anwendung rothblauer Farbstoffgemische cyanophil.

In ähnlicher Weise unterscheidet CARNOY[1] im Kern ein Plastingerüst, das nach ihm aus netzförmig sich verbindenden Fädchen besteht, und in dieses frei eingelagerte Nucleinkörper. Die von den Maschen des Plastinnetzes umschlossene Substanz nennt er Enchylema und schreibt ihr große Bedeutung für die im Kern sich abspielenden Stoffwechselvorgänge zu.

2. Beschreibender Theil.

a. Ganglienzellen.

α. Multinucleoläre.

(Taf. XXXII u. XXXIII, Figg. 1, 2.)

Ich beginne mit den multinucleolären Ganglienzellen der Gastropoden, da hier nicht nur die Zellen sehr groß sind und verhältnismäßig sehr große Kerne enthalten, sondern die Fundamentalstruktur des Kerns auch besonders klar zu Tage tritt. Meine diesbezüglichen Untersuchungen erstrecken sich sowohl auf die Land- und Süßwasser- wie Meeresgastropoden. Von ersteren habe ich besonders *Helix* und *Limnaea*, von letzteren *Aplysia*, *Pleurobranchus*, *Pleurobranchaea*, *Tethys* und *Doris* studirt.

Namentlich dankbare Objekte sind *Aplysia* und *Pleurobranchus*. Fig. 14 der Taf. XXXII stellt einen Theil eines Kerns von *Pleurobranchus* aus einem Querschnitt dar, und zwar nach Härtung mit Sublimat und Färbung durch DELAFIELD'sches Hämatoxylin, das ganz außerordentlich scharf die Kernstrukturen hervortreten lässt. Wir erblicken hier ganz dunkelblaue bis schwarze Körper von sehr verschiedener, meist aber ziemlich bedeutender Größe. Das sind die Nucleinkörper, die, wie wir aus dem zweiten Kapitel wissen, bei den

---

[1] CARNOY et LEBRUN, l. c.

Gastropoden sehr phosphorreich sind und sich daher durch Jodgrün-Fuchsin intensiv grün färben (cf. Figg. 1—5 der Taf. XXXII). Neben den schwarzen Nucleinkörpern zeigt der Kern (Fig. 14) eine äußerst fein granulirte, schwach tingirte Masse (*pl*), welche die Zwischenräume zwischen den ersteren erfüllt und besonders da, wo die Nucleinkörper spärlicher sind, sehr deutlich hervortritt und wie eine Grundsubstanz erscheint, der die Nucleinkörper eingebettet sind, während sie umgekehrt bei sehr dichter Lagerung der Nucleinkörper kaum zwischen diesen zu unterscheiden ist. Dieselbe auf Schnitten feinkörnig erscheinende und schwer färbbare Zwischensubstanz der Nucleinkörper resp. Grundsubstanz des Kerns werden wir bei den Eiern der niederen Wirbelthiere wiedertreffen. Hier bei den Eiern stellt sie nach den Untersuchungen von CARNOY, auf welche ich erst unten weiter eingehen werde, ein Plastingerüst dar, das aus einem engen Netzwerk feinster Fädchen bestehen soll. Ich werde sie daher auch bei den multinucleolären Ganglienzellen fernerhin als Plastingerüst (*pl*) bezeichnen.

In Fig. 14 der Taf. XXXII treten stellenweise ganz substanzlos erscheinende Lücken im Plastingewebe auf. Offenbar ist das Plastingerüst hier beim Schneiden zerrissen und zum Theil herausgefallen. Besonders an solchen Rissenden sieht man nicht selten die Plastinkörnchen sich in gleich feine, öfter ziemlich lange Fädchen fortsetzen. Wahrscheinlich stellt also auch in der Gastropodenganglienzelle das Plastingerüst gleich wie im Eikern der niederen Wirbelthiere ein Netzwerk feinster Fädchen dar, das aber so zart ist, dass es auf Schnitten meist nur wie eine feine Körnelung erscheint. Stellenweise trifft man auch im unverletzten Plastingerüst etwas lockerer gefügte Stellen, an denen man bei sehr starker Vergrößerung statt der feinen Körnchen ein deutliches gleich feines Netzwerk unterscheiden zu können glaubt. Für einen solchen netzigen Bau des Plastingerüstes auch der Gastropodenganglienzelle sprechen ferner gewisse Modifikationen, die manche Ganglienzellkerne in ihrer Struktur zeigen, wie ich gleich darlegen werde.

An den eben erwähnten etwas weiter gebauten Stellen des Plastingerüstes erkennt man ferner bei sehr starker Vergrößerung zwischen den Körnchen resp. Fädchen eine homogene Substanz, welche bisweilen einen ganz schwachen Farbenton annimmt. Ich will diese homogene Zwischenmasse des Plastingerüstes in Übereinstimmung mit CARNOY als Enchylema bezeichnen.

Die Nucleinkörper des eben beschriebenen *Pleurobranchus*-Kerns

(Fig. 14, Taf. XXXII) sind meist ziemlich groß. Neben solchen kommen in den meisten Kernen aber noch viel kleinere vor (cf. z. B. Fig. 13 von Taf. XXXII). Die großen Nucleinkörper (*mac*) werde ich im Folgenden stets Makrosomen, die kleinen (*mic*) dagegen Mikrosomen nennen.

Die Makrosome sind seltener kugelig, sondern meist, wie dies Fig. 14, Taf. XXXII zeigt, eckig und sehr vielgestaltig. Manchmal sehen sie fast homogen aus und schärfer umrissen, sehr oft sind sie aber mehr oder weniger deutlich gekörnt und unbestimmt begrenzt (Fig. 13 der Taf. XXXII). In vielen Fällen lassen sie sich leicht als Konglomerate von Mikrosomen erkennen (z. B. Fig. 12 von Taf. XXXII).

Die Menge der Nucleinkörper ist in den verschiedenen Kernen eine sehr wechselnde, eben so variirt auch das gegenseitige numerische Verhältnis zwischen Makrosomen und Mikrosomen stark: Manche Kerne sind von Nucleinkörpern vollgepfropft, dann tritt zwischen ihnen, wie schon bemerkt, das Plastingerüst nur undeutlich hervor; in anderen Kernen sind die Nucleinkörper viel lockerer gefügt, stellenweise sogar nur sehr spärlich, in diesem Falle kommt das Plastingerüst deutlich zur Beobachtung, indem es oft den Kern auf weite Strecken allein erfüllt, wie dies besonders deutlich der Kern in Fig. 11 von Taf. XXXII zeigt. Auch in ihm sehen, gleich wie beim Kern der Fig. 14, die von Nucleinkörpern freien Räume auf Schnitten oft aus, als wenn sie ganz inhaltslos wären. Bei genauerem Zusehen erblickt man in ihnen aber meist noch größere oder kleinere Fetzen des Plastingewebes und es ist zweifellos, dass das Plastin im Leben in diesen Kernen überall die Lücken zwischen den Nucleinkörpern ausfüllt und nur auf Schnitten stellenweise verloren geht.

Öfters begegnet man Kernen (Fig. 1 der Taf. XXXIII), in denen die Makrosomen stark zurücktreten und die Mikrosomen dicht gedrängt den größten Theil des Kernes ausmachen. Anfangs hielt ich diese Mikrosomenanhäufungen für das Plastingerüst, da sie sich durch Hämatoxylin oft etwas weniger färbten als die Makrosomen. Bei genauerem Hinsehen erkannte ich aber bald, dass die feinen dunklen Granula wirklich Nucleinkörper, d. h. Mikrosomen darstellen, in welche die Makrosomen, die oft perlschnurartig in die fein granulirten Partien hineinragen, allmählich zerfallen. Diese feinkörnige Auflösung der Makrosomen erscheint um so weniger wunderbar, da die Makrosomen, wie wir oben gesehen haben, in sehr vielen Fällen nur Konglomerate von Mikrosomen darstellen. Die Makrosomen können also offenbar einerseits durch Zusammen-

ballen von Mikrosomen entstehen, andererseits in letztere wieder zerfallen. In Fig. 2 (Taf. XXXIII), welche denselben Kern wie Fig. 1, aber aus einem folgenden Schnitt darstellt, werden die Mikrosomen in dem weiten von den Makrosomen umschlossenen Raum nach links oben immer spärlicher, so dass hier bei x das Plastingerüst, das viel feiner und heller als die Mikrosomenansammlung erscheint, deutlich hervortritt. Solche Zellen mit größtentheils feinkörnig gebauten, d. h. überwiegend aus Mikrosomen bestehenden Kernen trifft man stets mitten unter Zellen, deren Kerne ganz grobkörnig erscheinen, d. h. vornehmlich aus Makrosomen sich zusammensetzen.

Außer den eben beschriebenen Kernen tritt bei den Ganglienzellen von *Pleurobranchus* noch ein zweiter ganz anderer Kerntypus auf, welcher ein Kerngerüst genau im Sinne FLEMMING's und seiner Anhänger zeigt (Fig. 15, Taf. XXXII), d. h. die Kerne enthalten hier deutlich oft auf längere Strecken zu verfolgende Fäden, welche aus einer hellen Grundsubstanz (im Sinne des Linins der Autoren) und aus meist einreihig aufgelagerten Nucleinkörpern bestehen, häufig in Knotenpunkten zusammenstoßen und sich offenbar zu einem oft weiten Netzwerk verbinden. Ich will die Kerne dieser Art fernerhin als Typus 2, die zuerst beschriebenen Kerne dagegen als Typus 1 bezeichnen. Die Nucleinkörper selbst sind in dem Kerntypus 2 klein, nie über Mittelgröße hinausgehend, theilweise wieder mikrosomenartig klein. Die homogene Grundsubstanz der Fäden des Kerntypus 2 zeigt genau das helle Aussehen wie das feinkörnig erscheinende Plastingerüst des Kerntypus 1 und stellt offenbar das entsprechende Kernelement dar. Hierfür spricht auch die schon oben betonte Thatsache, dass bei dem Kerntypus 1 das Plastingerüst da, wo es auf weite Strecken nucleinfrei ist und deutlicher hervortritt, neben dem feinen Körnchen nicht selten deutlich (bisweilen ziemlich lange) Fädchen von demselben hellen Aussehen wie die Grundfäden des Kerntypus 2 unterscheiden lässt, nur mit dem Unterschiede, dass sie nicht von hinter einander gereihten Nucleinkörpern bedeckt sind. Übrigens ist auch in dem Kerntypus 2 der Nucleinkörperbesatz der Fäden ein sehr wechselnder. Bald liegen die Nucleinkörper so dicht, dass von der Grundsubstanz nichts zu sehen ist, sondern das Nuclein als dunkle, einheitliche Fäden erscheint, bald sind die Nucleinkörper aber so locker gereiht, dass der helle die Nucleinkörper verbindende Plastinfaden deutlich hervortritt, bisweilen, aber seltener, kommen

auch ganz nucleinfreie Fäden zur Unterscheidung. Der zweite Kerntypus, so verschieden er auf den ersten Blick von dem Typus 1 erscheint, hat also keinen wesentlichen anderen Bau als dieser, in so fern er gleichfalls sich lediglich aus einem Plastingerüst und diesem aufgelagerten Nucleinkörpern zusammensetzt, nur mit dem Unterschiede, dass die Plastinfäden weitmaschiger sich verbinden (vielleicht auch durchschnittlich etwas stärker sind), und andererseits die Nucleinkörper sich auf diesen linear anordnen. Oft trifft man auch in den Kernen des Typus 2 Stellen, in denen die Nucleinkörper sehr dicht gelagert und scheinbar sehr regellos durch einander liegen. Da diese körnig strukturirt aussehenden Partien aber nicht selten deutliche Kernfäden abtreten lassen und ferner durch alle Übergänge mit den deutlich netzig gebauten Kerntheilen verbunden sind, so ist es nicht ausgeschlossen, dass auch hier in vielen Fällen noch ein chromatisches Kernnetz vorliegt, das nur durch sehr enge Maschen gekennzeichnet ist und daher auf Schnitten sich als solches nicht nachweisen lässt. Es liegt der Schluss nahe, dass gleiche Verhältnisse vielleicht auch bei den Kernen des Typus 1 vorliegen, d. h. dass alle Kerne gleiche chromatische Kernnetze besitzen, wie die eben beschriebenen des Kerntypus 2, diese ihre Struktur aber auf Schnitten nicht erkennen lassen. Ich habe dieser Frage viel Aufmerksamkeit zugewandt und kann mit Bestimmtheit behaupten, dass chromatische Kernnetze im Sinne Flemming's, so sicher wie sie bei bestimmten Kernen, d. i. des Typus 2 vorkommen, bei der Mehrzahl der Kerne, d. h. bei allen des ersten Typus, nicht existiren. Denn ganz abgesehen davon, dass das Plastingewebe oft auf sehr weite Strecken ganz nucleinfrei ist, erscheint es auch meist so dicht und fein gekörnt, dass, wenn wirklich überall ein Netzwerk von Plastinfäden vorliegt, dieses so eng sein muss, dass es ganz ausgeschlossen ist, dass die beim Kerntypus 1 meist makrosomenartig großen Nucleinkörper auf ihm linear aufgereiht sein könnten. Die Nucleinkörper liegen vielmehr bei dem Kerntypus 1 genau wie die Nucleolen ganz regellos einzeln dem feinen Plastingerüst eingelagert. Dies tritt besonders dann deutlich zu Tage, wenn die Nucleinkörper sehr locker gefügt sind, namentlich aber da, wo das Plastin überwiegt und nur durch vereinzelte Nucleinkörper unterbrochen wird (cf. Figg. 11—14, Taf. XXXII). Zwar trifft man bisweilen eine perlschnurartige Anordnung der Makrosomen, besonders in den Kernen, in denen eine Auflösung der Makrosomen in Mikrosomen erfolgt, wie bei den Kernen der Figg. 1 und 2 auf Taf. XXXIII.

Niemals konnte ich aber eine homogene fädig vorgebildete Grundsubstanz in den Perlschnüren erkennen, wie sie für die chromatischen Kernnetze des zweiten Kerntypus charakteristisch ist, sondern die Verbindung zwischen den einzelnen Nucleinstücken der Perlschnüre wird lediglich durch das feinkörnige Plastingerüst hergestellt.

Ich glaube, dass wir es in dem Kerntypus 2 (Fig. 15, Taf. XXXII) mit einem bestimmten physiologischen Kernzustand zu thun haben, der durch die lineare Anordnung der Nucleinkörper etwa an die ersten Stadien der karyokinetischen Theilung erinnert.

Von den übrigen untersuchten Meeresgastropoden stimmt *Aplysia* mit *Pleurobranchus* vollständig überein. Sehr deutlich tritt auch hier oft in den Ganglienzellen das Plastin als fein und dicht gekörnte, nach Hämatoxylin fast farblos bleibende Masse hervor, welche die engeren und weiteren theilweise wieder sehr weiten Räume zwischen den viel dunkler gefärbten Nucleinkörpern erfüllt. Bei *Tethys*, *Pleurobranchaea* und *Doris* traf ich die Kerne in der Regel sehr dicht erfüllt mit meist nur mittelgroßen Nucleinkörpern, zwischen denen das Plastin nur seltener deutlich zu Tage trat, wie ich es auch für gewisse Kerne von *Pleurobranchus* beschrieben habe. Doch will ich bemerken, dass ich von *Tethys*, *Pleurobranchaea* und *Doris* nur je ein Exemplar untersucht habe. Wahrscheinlich liegen die Verhältnisse hier auch so wie bei *Pleurobranchus*. Bei *Doris* erscheinen in vielen Kernen die Nucleinkörper ganz regellos neben einander gelagert, in anderen zeigen sie dagegen eine sehr ausgesprochene fädige Anordnung, oft mit deutlicher Netzknotenbildung. Besonders deutlich ausgeprägt fand ich die letztere Struktur bei gewissen, in einer eigenartigen Vermehrung begriffenen Ganglienzellen, nämlich bei solchen, bei denen, wie später (cf. p. 645) ausführlich dargelegt werden wird, eine Auswanderung der Nucleolen und eine Neubildung von Zellen um dieselben erfolgt.

Die Pulmonaten, von denen ich, wie bemerkt, namentlich *Helix pomatia* untersucht habe, stimmen im Wesentlichen gleichfalls mit *Pleurobranchus* überein. Die Nucleinkörper, unter denen die makrosomenartig großen stark überwiegen, erfüllen aber meist, wie ich es eben auch für verschiedene Meeresgastropoden betont habe, in dichter Lagerung den ganzen Kern, das Plastin tritt daher zwischen ihnen nicht so augenfällig hervor, wie bei *Pleurobranchus*. Nur sehr selten traf ich hier ähnlich große Plastinsammlungen, wie sie z. B. die Figg. 11, 13 und 14 der Taf. XXXII von *Pleurobranchus* zeigt. Die Fig. 10 der Taf. XXXII stellt einen Ganglienzellkern

von *Helix* in typischer Form nach Hämatoxylinfärbung dar. Die Nucleinkörper sind hier bis in die feinsten Details genau wiedergegeben, während sie in Figg. 1—5 (Taf. XXXII Jodgrünfuchsin) etwas schematisirt sind.

Bemerkt sei, dass ich in manchen großen und durch besonders viel Nucleolen ausgezeichneten Kernen die Makrosomen auffallend klein und dicht gelagert fand.

Die Ganglienzellkerne der Gastropoden sind sehr geeignete Objekte für das Studium **frischer Zupfpräparate**, weil sie nicht nur an und für sich schon sehr voluminös, sondern auch im Verhältnis zum Zellleib sehr groß sind, so dass die umhüllende Protoplasmaschicht weniger stört. Leider standen mir keine lebenden Meeresgastropoden zur Verfügung, und so musste ich mich mit der großen Weinbergschnecke begnügen, hatte aber den Vortheil, jederzeit genügend Material zur Verfügung zu haben. Zerzupft man mäßig ein dem eben getödteten Thier entnommenes Ganglion im Blute der Thiere, so zeigt weitaus die Mehrzahl der Ganglienzellkerne, besonders aber diejenigen der mittelgroßen und kleinen Ganglienzellen, einen Bau, wie ich ihn versucht habe in Fig. 9 der Taf. XXXII wiederzugeben, d. h. die Makrosomen treten deutlich in dem Kern als ziemlich große, im Durchmesser etwas schwankende, meist dicht und regellos gelagerte, lichtbrechende, fast farblose, bisweilen schwach gelbliche Bildungen hervor, während ihre Zwischenräume ganz strukturlos und milchig erscheinen. Die Kerne zeigen nur in so fern Unterschiede, als nicht nur die Größe der Makrosomen in den verschiedenen Kernen etwas variirt, sondern auch ihr gegenseitiger Zusammenhang wechselt: in manchen Fällen erfüllen sie dicht gelagert und ziemlich gleichmäßig den Kern, in anderen Fällen treten stellenweise größere wieder milchig aussehende Räume zwischen ihnen auf, während sie selbst in Packeten enger bei einander gelagert erscheinen; bei einer dritten Art von Kernen sind die Nucleinkörper fast sämmtlich sehr locker gefügt, d. h. sie treten etwas mehr gegenüber der milchigen Zwischensubstanz zurück. Wiederholt traf ich auch die oben schon für die Schnittpräparate erwähnte größere Kernart auf den Zupfpräparaten wieder, welche durch sehr dichte Lagerung und geringen Durchmesser der Makrosomen, sowie gleichzeitig durch großen Nucleolenreichthum gekennzeichnet ist.

Alle diese Kerne unterscheidet man oft in Zellen, die tief im Innern des frischen Zupfpräparates liegen, also zweifelsohne von

schädlichen äußeren Einflüssen noch nicht berührt sind. Sie sind offenbar lebend-frisch[1].

Die im Blut zerzupften Ganglienzellkerne halten sich, im Kalten

[1] Neben diesen zweifelsohne normalen Kernen, welche ich kurz als Kerne *a* bezeichnen will, findet man auf allen Zupfpräparaten fast ausnahmslos noch eine zweite Kernform, die ich Kerne *b* nennen werde, und von der ich nicht ganz sicher bin, ob sie gleichfalls als lebend-frisch gelten kann, wesshalb ich von ihnen auch keine Abbildung gebe, sondern mich mit der bloßen Beschreibung begnüge. Diese Kerne *b* zeigen einerseits sehr große Schwankungen im Volumen der Makrosomen und auffallend viel mikrosomenartig kleine Nucleinkörper, andererseits meist sehr weite von der milchigen Substanz erfüllte Räume, namentlich in ihrem Centrum. Oft trifft man diese Kernart ohne jeden Protoplasmabelag, besonders an den Rändern der Zupfpräparate. Es ist klar, dass es sich hier nur um Kerne handelt, die durch den Eingriff der Nadel beim Zerzupfen aus ihrem Zellleib herausgefallen sind. Von vorn herein müsste man annehmen, dass es sich bei allen Kernen *b* einfach um postmortal veränderte Kerne *a* handelt. Dagegen sprechen aber manche Bedenken. Zunächst ist die sehr große Zahl solcher freier Kerne auf allen Zupfpräparaten auffällig; selbst in den Fällen, in denen man mit der größten Vorsicht und nur sehr wenig die Nadel gehandhabt hat, treten sie oft massenhaft auf. Zweitens trifft man vollständig unverletzte Zellen mit solchen Kernen, und zwar oft mitten in einem Haufen der oben beschriebenen Kerne *a*; drittens gehen die Kerne *a* bei noch so langem Liegen niemals in den durch die Kerne *b* repräsentirten Zustand über, sondern bleiben, kalt aufbewahrt, sehr lange unverändert; viertens behalten die Kerne *b* eben so tagelang ihre Struktur; fünftens zeigen auch die Zellleiber der Kerne *b* meist ein ganz anderes Aussehen als diejenigen der Kerne *a* und sechstens trifft man auf Sublimatschnitten bisweilen ähnliche Kerne, d. h. solche, die auffallend viel Mikrosomen aufweisen, während bei den benachbarten Ganglienzellen dieses nicht der Fall ist. Möglicherweise haben wir es also in den Kernen *b* mit normalen Kernen zu thun, deren Zellleib aber leichter zerstörbar ist als bei *a* und desshalb leichter die Zellkerne verliert. Stellen die, unter Anderem besonders durch großen Mikrosomenreichthum gekennzeichneten, Kerne *b* aber Kunstprodukte dar, so müsste man annehmen, dass die Makrosomen, welche, wie wir wissen, auf Sublimatpräparaten oft sehr deutlich gekörnt erscheinen und sich aus kleinen Mikrosomen zusammensetzen, beim Absterben sehr schnell in die Mikrosomen zerfallen, die sich dann im Kernraum vertheilen. Dass aber nicht überall die Mikrosomen, die man in vielen Kernen, besonders von *Pleurobranchus*, so massenhaft und oft weite Strecken des Kerns allein erfüllend, auf Sublimatschnitten trifft, wie z. B. in Figg. 1 und 2 der Taf. XXXIII, durch einen postmortalen Zersetzungsprocess der Makrosomen, sondern durch einen normalen, d. h. schon im Leben vor sich gehenden Zerfall der letzteren entstanden sind, dafür spricht einerseits die stets zu beobachtende Thatsache, dass auf Schnittserien derartige Kerne, z. B. auch die in Figg. 1 und 2 abgebildeten, in Zellen auftreten, die mitten unter Zellen mit ganz anders gebauten Kernen liegen, z. B. solchen, wie sie Fig. 11 der Taf. XXXII zeigt, bei denen die Makrosomen überwiegen und Mikrosomen nur spärlich sind, andererseits machen es die ganz ähnlichen Vorgänge wahrscheinlich, die wir bei der multinucleolären Eizelle der niederen Wirbelthiere als zweifelsohne normale kennen lernen werden.

und in der feuchten Kammer aufbewahrt, sehr lange, oft 24 Stunden, völlig unverändert. Bei noch längerem Liegen, besonders in der warmen Stube, verblassen die Kerne immer mehr und verlieren meist alle Struktur.

Zerzupft man die frischen Ganglienzellen von *Helix* nicht im Blute der Thiere, sondern im Methylenblau, so färben sich die Nucleinkörper, Makro- wie Mikrosomen, deutlich blau, wenn auch nicht so intensiv, wie die Nucleolen, von denen besonders die größeren hier sehr scharf hervorstechen. Genau wie auf den Sublimatschnitten, erscheinen auf den Methylenblaupräparaten die Makrosomen, die hier ungleich schärfer als auf den Blutpräparaten zur Beobachtung kommen, stets eckig und vielgestaltig, im Gegensatz zu den Nucleolen, die immer rund sind. Auch die auf den Blutpräparaten milchig erscheinende Zwischensubstanz der Nucleinkörper nimmt durch Methylenblau einen schwachen bläulichen Schimmer an. Wie die Blutpräparate sind auch die Methylenblaupräparate der Kerne nach 24 Stunden oft noch unverändert, natürlich im Kalten und feucht aufbewahrt.

Die Kerne nehmen oft nur langsam den Methylenfarbstoff auf[1]. Die in der Tiefe des Präparates liegenden Kerne sind häufig noch nach 24stündigem Liegen in Methylenblau ganz unberührt. Lässt man dann aber 0,5 $^0/_0$ige Kochsalzlösung tropfenweise unter dem Deckglas zufließen, so tritt sehr rasch eine Blaufärbung aller Kerne ein.

Bald nach den ersten Tropfen der Kochsalzlösung, die durch das Präparat gegangen sind, machen die Kerne eine sehr interessante Veränderung durch. Zunächst trifft man jetzt häufig Kerne, in denen sich die Nucleinkörper von der Kernmembran weit zurückgezogen haben und einen einheitlichen centralen Haufen bilden, von dem deutlich kleine farblose bis ganz schwach bläuliche Fäden genau von dem Aussehen der Lininfäden der Autoren resp. der Plastinfäden des Typus 2 von *Pleurobranchus* (cf. Fig. 15, Taf. XXXII) ausgehen, die zur Peripherie ziehen. Die Mehrzahl der Kerne zeigt aber die Nucleinkörper gleichmäßig im Kern vertheilt, durch weitere Zwischenräume getrennt, in denen dann ebenfalls ein feines (Plastin-) Fadenwerk deutlich zu Tage tritt. Oft trifft man Kerne mit besonders weiten Räumen zwischen den Nucleinkörpern, ähnlich wie wir sie auch bei den frischen Blutpräparaten in den zweifelsohne normalen Kernen kennen gelernt haben. Während aber hier diese weiten Räume milchig erschienen, zeigen sie sich jetzt erfüllt von

[1] Die oben p. 523 in der Anm. beschriebenen Kerne *b* färben sich dagegen meist sehr schnell.

dem feinen blassen (Plastin-) Fadenwerk. In manchen Kernen, besonders in solchen mit kleineren Nucleinkörpern, trifft man stellenweise die Nucleinkörper deutlich reihenweise angeordnet und durch helle (Plastin-) Fäden verbunden. Bei noch längerer Einwirkung der Kochsalzlösung werden die Nucleinkörper immer blasser und undeutlicher, während gleichzeitig die (Plastin-) Fäden schärfer hervortreten und etwas stärker werden, bis man schließlich von den Nucleinkörpern nichts mehr entdeckt und den Kern nur erfüllt sieht von einem Netzwerk heller (Plastin-) Fäden, die jetzt oft körnig zerfallen erscheinen.

Ich habe diese Veränderungen der Kerne auf Zupfpräparaten desshalb so genau angegeben, weil sie uns, meiner Ansicht nach, auf den richtigen Weg weisen, wie die **Osmiumsäurebilder** der Kerne zu deuten sind. Ich habe auf die Lösung dieser Frage viel Mühe verwandt und die Kernstrukturen von Osmiumsäurepräparaten, besonders bei den Ganglienzellen von *Helix*, sehr genau studirt und versucht, sie mit Hilfe der frischen Blutpräparate als Vergleichsobjekte verstehen zu lernen. Was zunächst die Anfertigung der Präparate betrifft, so kommt es, wie schon oben betont, bei der Osmiumsäurebehandlung vor Allem darauf an, sehr kleine Objekte zu verwenden und sie der Einwirkung der Osmiumsäure nicht zu lange auszusetzen. Ich habe daher frische Ganglien von *Helix* stets in mindestens 6—8 Stücke zerlegt, diese $^1/_4$ Stunde mit 1 $^0/_0$iger Osmiumsäure behandelt und sie zuletzt für 24 Stunden in Pikrokarmin übertragen. $^1/_2$ $^0/_0$ und $^3/_4$ $^0/_0$ Osmiumsäure, die ich ebenfalls probirt habe, ergeben auch gute Resultate. Ich habe in Figg. 7 und 8 der Taf. XXXII zwei in dieser Weise behandelte Ganglienzellkerne von *Helix* möglichst naturgetreu wiedergegeben. Beide Kerne zeigen sehr deutlich meist fädig aufgereihte rothe Körnchen, die sich zu Netzen verbinden und nur in so fern Unterschiede aufweisen, als in dem einen Kern (Fig. 7) die Körnchen zart und die Netze eng, im anderen (Fig. 8) erstere stärker und letztere weiter sind. Sehr deutlich treten ausnahmslos die Nucleolen als bald größere, bald kleinere scharf umschriebene und intensiv roth gefärbte Kugeln hervor, die meist in einem hellen, von den feinen rothen Körnchen scharf begrenzten Hof liegen.

Die Osmiumkerne erscheinen also in einem ganz anderen Bilde als die Kerne der frischen, zweifelsohne normalen Blutpräparate (cf. Fig. 9, Taf. XXXII) und der Sublimatschnitte (cf. Fig. 10, Taf. XXXII). Offenbar hat also der Kern durch die Osmiumsäure sehr bedeutende Veränderung erlitten. Die Frage ist: »Wie sind die Kern-

bilder zu deuten?« Ich habe die Überzeugung gewonnen, dass sie durch die eben beschriebenen, mit Kochsalzlösung behandelten Methylenblau-Präparate am richtigsten erklärt werden. Die Osmiumsäurekerne zeigen nämlich eine ganz frappante Übereinstimmung mit den Endstadien der durch Kochsalzlösung veränderten Methylenblaukerne. Auch hier trifft man ein deutlich gekörntes Fadenwerk, das in der Stärke fast genau mit demjenigen der Osmiumsäurepräparate übereinstimmt und nur in den verschiedenen Kernen etwas schwankt, von den Nucleinkörpern aber keine Spur mehr, die Nucleolen dagegen stets ungemein scharf hervortretend. Bei den Zupfpräparaten habe ich mich nun durch die Verfolgung der verschiedenen Stadien, die die sich durch Kochsalzlösung verändernden Methylenblaukerne durchmachen, deutlich überzeugen können, dass das gekörnte Fadenwerk mit den Nucleinkörpern nicht identisch ist, sondern dass diese den von dem Fadennetz umschlossenen Räumen entsprechen. In gleicher Weise sind meiner Auffassung nach die Osmiumsäurebilder zu deuten, d. h. das roth gefärbte Körnchenwerk der letzteren stellt das gequollene und körnig zerfallene Plastingerüst dar, während der Inhalt des Maschenwerks durch die Nucleinkörper ausgemacht wird. Das Innere der Maschen zeigt stets einen Farbenton und oft glaubte ich hier auch bei starken Vergrößerungen deutlich ein großes Korn, d. h. die Makrosomen unterscheiden zu können. Besonders instruktiv sind nach dieser Richtung gewisse durch sehr viel Nucleolen ausgezeichnete große Kerne, wie z. B. der in Fig. 6 (Taf. XXXII) wiedergegebene. Das Plastingerüst ist, um die Figur nicht zu sehr zu kompliciren, etwas schematisirt, d. h. nur als feines Körnchenwerk wiedergegeben worden. In Wirklichkeit liegen auch hier enge Netze von gekörnten Fäden vor, ganz ähnlich wie in Fig. 7 (Taf. XXXII). Bei genauem Zusehen mit sehr starken Vergrößerungen konnte ich noch viel mehr kleinste nucleolenartige Kügelchen in den von dem rothen feinen Plastinkörnchen umschlossenen hellen Räumen erkennen, als gezeichnet sind. Nur waren sie weniger lichtbrechend und schwächer gefärbt als die großen Nucleolen[1].

Wir werden im letzten Kapitel sehen, dass die kleinsten, d. h. jüngsten Nucleolen aus den Makrosomen hervorgehen. Wahrschein-

---

[1] Ich habe auf den mit Kochsalzlösung weiter behandelten Methylenblau-Zupfpräparaten öfter gleich große Ganglienzellen getroffen, deren Kerne eine ganz frappante Übereinstimmung in ihrem Bau mit dem Osmiumsäurekern der Fig. 6 zeigten, so dass die Fig. 6, abgesehen von der Färbung, ohne Weiteres auch für sie gelten könnte.

lich haben wir es also mit den schwächer lichtbrechenden, gleich den Nucleolen von den Maschen des Plastinnetzes umschlossenen, rundlichen Bildungen mit Übergangsformen zwischen Makrosomen und Nucleolen zu thun. Hieraus folgt schon mit großer Wahrscheinlichkeit, dass die hellen Maschen des feinkörnigen Plastingerüstes überall von den Makrosomen ausgefüllt werden.

Diese Auffassung deckt sich in so fern mit derjenigen ALTMANN's[1], als auch er die auf den Osmiumsäurepräparaten zu Tage tretende feine Granulirung dem Kernsaft der Autoren entsprechen lässt und die intergranulären Räume als Äquivalent des Chromatins resp. der Nucleinkörper auffasst. Auch FLEMMING[2] hält es für wahrscheinlich, dass die Körnchen der Osmiumsäurepräparate dem Kernsaft angehören.

Wesentlich bleibt, dass die mit Osmiumsäure behandelten Kerne ganz anders aussehen, als die Kerne der frischen Blutpräparate und desshalb nur mit der größten Vorsicht für die Beurtheilung der Kernstrukturen verwerthet werden dürfen.

Ich habe noch die verschiedensten Kerne, so die der uninucleolären Ganglienzellen der Wirbelthiere, welche ganz anders gebaut sind als diejenigen der eben beschriebenen Gastropodenganglienzellen, ferner Muskelkerne, Drüsenkerne mit Osmiumsäure in der oben angegebenen Weise behandelt und überall fast genau dieselben Bilder erhalten, d. h. stets erscheinen die Kerne durchweg erfüllt von sehr gleichmäßig feinen roth gefärbten Körnchen, abgesehen von den Nucleolen, die durch bedeutendere Größe und vor Allem intensivere Rothfärbung wie bei den Ganglienzellkernen der Gastropoden scharf hervortreten.

Würde man seine Untersuchungen lediglich an Osmiumsäurekernen anstellen, so käme man leicht zu dem Resultat, dass die Kerne der verschiedensten Gewebe und Thiere alle fast genau denselben Bau, d. h. sämmtlich eine nur granuläre Struktur besitzen, wie dies denn auch zum Theil von denjenigen, die lediglich mit der Osmiumsäure operirt haben (z. B. METZNER cf. p. 513), in der That geschehen ist.

Die Sublimatschnitte haben uns aber bereits für die multinucleolären Ganglienzellen bewiesen und werden es noch für die verschiedensten Gewebszellen und Geschlechtszellen zeigen, dass die Kerne einen sehr wechselvollen Bau besitzen.

Dass diese große Mannigfaltigkeit der Sublimatkerne auch der

---

[1] ALTMANN, l. c.

[2] FLEMMING, Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVI. — Zellsubstanz etc. 1882. — Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXI. — MERKEL-BONNET »Ergebnisse«. 1893.

Wirklichkeit entspricht, dafür legen meine Untersuchungen an den Ganglienzellen von *Helix* Zeugnis ab, welche gelehrt haben, dass die Kerne der Sublimatschnitte den lebend-frischen Kernen, wie sie uns Blutpräparate zeigen, ungemein nahe kommen, vor Allem, dass die Nucleinkörper in beiden fast genau in demselben Bilde, d. h. in derselben Form und Lagerung erscheinen, nur dass sie auf den mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin gefärbten Sublimatschnitten schärfer hervortreten und (ähnlich wie auf den mit Methylenblau behandelten frischen Präparaten) ihre Umrisse und ihre vieleckige Form deutlich erkennen lassen.

ALTMANN[1] hat die Ansicht ausgesprochen, »dass fast alle sauren fixirenden Mittel, wie Sublimat, Chromsäure, Pikrinsäure, auch die Mischungen FLEMMING's, RABL's, HERMANN's, die am sich theilenden Kerne oft so vortreffliche Resultate gäben, dem ruhenden Kern gegenüber vollständig machtlos seien und hier nicht Fixirung, sondern Zerstörung hervorrufen«, und dass nur die neutralen Konservirungen (Osmiumsäure) den natürlichen Zustand erhalten. FLEMMING[2] und HEIDENHAIN[3] haben vollkommen Recht, wenn sie die Angriffe ALTMANN's auf die Sublimatpräparate energisch zurückweisen und im Gegentheil gerade die letzteren als besonders günstige Untersuchungsobjekte rühmen.

Bei den frischen Blutpräparaten erscheinen, wie wir gesehen haben, die Zwischenräume der Nucleinkörper milchig und homogen. Es wäre aber falsch, desswegen dieser Zwischensubstanz ohne Weiteres jede Struktur abzusprechen, und alle die Bildungen, die uns die Sublimatschnitte und die mit Kochsalzlösung behandelten Methylenblaupräparate neben den Nucleinkörpern gezeigt haben, einfach als Kunstprodukte zu bezeichnen. Zunächst muss ich diesbezüglich betonen, dass man auch an frischen Präparaten oft den Eindruck gewinnt, als wenn in der milchigen Zwischensubstanz der Nucleinkörper noch weitere Strukturen versteckt seien. Ferner zeigen viele Kerne, wie z. B. die gleich zu besprechenden uninucleolären Ganglienzellen der Wirbelthiere frisch im Blut untersucht überhaupt nichts außer dem großen Hauptnucleolus, sondern sehen durchweg milchig und strukturlos aus. Niemand wird aus dieser Beobachtung schließen,

---

[1] ALTMANN, l. c.

[2] Referat über »Zelle« in MERKEL-BONNET »Ergebnisse«. 1893.

[3] M. HEIDENHAIN, Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellenprotoplasma. Archiv für mikr. Anat. 1894. Bd. XLIII.

dass die Ganglienzellkerne der Wirbelthiere keine andere geformte Substanz als den Hauptnucleolus enthalten. In Wirklichkeit kommen in ihnen, wie wir gleich sehen werden, eine sehr große Menge Nucleinkörper und ein sehr deutliches Plastingerüst vor.

Dass besonders das Plastingerüst, das wir bei den Meeresgastropoden in den Ganglienzellkernen auf den Sublimatschnitten als feines schwer färbbares Körnchen resp. Fadenwerk, sowohl beim Kerntypus 1 als Kerntypus 2 so entwickelt getroffen haben, ein im Leben schon präformirtes ist, dafür sprechen folgende theoretische Gründe: 1) hat uns ein Vergleich der frischen Objekte und der Sublimatpräparate gezeigt, dass letztere bezüglich der Nucleinkörper genau mit den ersteren übereinstimmen, Sublimat also für Kerne überhaupt ein gutes Konservirungsmittel ist, so dass auch die übrigen in den Sublimatkernen auftretenden Strukturen mit großer Wahrscheinlichkeit als normal angesehen werden können. 2) Würde das vereinzelte Vorkommen von Makrosomen oder Nucleolen mitten in großen nur von Plastin ausgefüllten Räumen, wie wir es oft getroffen haben (cf. z. B. Figg. 11, 13, 14 der Taf. XXXII), nur schwer zu erklären sein, falls das Plastin nicht präformirt wäre, da dann die Makrosomen resp. Nucleolen im Leben keinen Halt haben würden. 3) Ist ein Plastingerüst von genau derselben Art und Ausbildung, wie in den multinucleolären Ganglienzellkernen der Gastropoden auch bei den multinucleolären Eiern der niederen Wirbelthiere von Carnoy im Leben beobachtet worden, worüber weiter unten noch ausführlicher berichtet werden wird (cf. z. B. Fig. 1 *B*, Taf. XXXV vom Froschei). Wäre 4) das Plastingerüst von *Pleurobranchus* ein Kunstprodukt, dann müssten auch alle Lininbildungen, die in der zoologischen wie botanischen Litteratur sich angegeben finden, gleichfalls als im Leben nicht präformirt angesehen werden[1].

---

[1] Schließlich sind nach dieser Richtung auch folgende Beobachtungen an den frischen Kernen *b* von *Helix* (cf. oben p. 523 die Anmerk.) beachtenswerth. Wie schon oben bemerkt, lösen sich die Kerne *b* sehr leicht aus ihrem Zellkörper. Diese freien Kerne lassen sich nun bequem unter dem Deckglas rollen. Hierbei kann man verfolgen, wie jeder Nucleinkörper resp. Nucleolus genau seinen Platz im Kern bewahrt, sie müssen also im Kern fest suspendirt sein, was ebenfalls ein Gerüstwerk außer den Nucleinkörpern wahrscheinlich macht.

Möglicherweise hat das Plastingerüst im Leben einen gleichen Brechungsindex wie das Enchylema (cf. oben p. 517) und tritt aus diesem Grunde auf frischen Kernen nicht zur Beobachtung.

Bei dieser Gelegenheit will ich bemerken, dass die Ganglienzellkerne ungemein elastisch sind, wie ich gleichfalls beim Rollen der eben geschilderten freien Kerne *b* beobachten konnte. Lässt der Druck des Deckglases, der beim

β. Uninucleoläre Ganglienzellen.
Taf. (XXXIII u. XXXIV.)

Gehen wir jetzt von der Gastropodenganglienzelle zur Betrachtung der Wirbelthierganglienzelle über, so treffen wir hier einen Typus von Zellen, welcher in vielen Punkten stark von der Gastropodenganglienzelle abweicht. Zunächst sind beide Ganglienzelltypen dadurch verschieden, dass die Ganglienzellkerne der Wirbelthiere in der Regel nur einen einzigen sehr großen stark hervorstechenden, bei Jodgrünfuchsinbehandlung intensiv roth sich färbenden, Nucleolus (Figg. 3—8, Taf. XXXIII), die Gastropodenganglienzellkerne dagegen sehr viel solcher erythrophiler großen Nucleolen (cf. z. B. Figg. 1, 3 und 6 von Taf. XXXII) aufweisen, worauf ich im letzten Kapitel noch specieller zurückkomme. Zweitens sind die Nucleinkörper bei den Gastropoden, wie wir aus dem ersten Kapitel wissen, sehr phosphorreich, da sie sich durch Jodgrünfuchsin intensiv grün färben (cf. Figg. 1—5, Taf. XXXII), während sie in der Wirbelthierganglienzelle viel phosphorärmer sind, wie ihre Violettfärbung (Taf. XXXIII) beweist (cf. oben das II. Kapitel Nuclein). Fig. 7 auf Taf. XXXIII stellt einen Ganglienzellkern vom Hunde, Fig. 5 auf Taf. XXXIV einen solchen vom Frosch nach Sublimathärtung und Jodgrünfuchsinfärbung dar, bei gleicher Vergrößerung, wie die Gastropodenganglienzellkerne in den Figg. 1—5 von Taf. XXXII wiedergegeben sind. Wir sehen den Kern vollgepfropft mit violetten Nucleinkörpern, die zwar ähnlich wie bei der Gastropodenganglienzelle sehr verschieden groß, durchschnittlich aber viel kleiner als bei dieser, zum größten Theil sogar, besonders beim Frosch, mikrosomenartig klein sind. Die größten sind fast kugelförmig und entsprechen den Bildungen, die FLEMMING im Gegensatz zu dem großen rothfärbbaren Hauptnucleolus als Nebennucleolen bezeichnet hat (cf. das vierte Kapitel). Derartig sind die Mehrzahl der Ganglienzellkerne gebaut. Anfangs glaubte ich daher, dass hier überhaupt keine fädigen Bildungen im Sinne des Linins der Autoren resp. des Plastingerüstes von *Pleurobranchus* vorkämen, sondern die Nucleinkörper einfach in eine homogene Grundsubstanz eingebettet wären

---

Rollen ausgeübt wird und den Kern oft stark zusammendrückt, nach, so schnellt dieser sofort in die Kugelform zurück. Möglicherweise wird auch diese Elasticität der Kerne durch das Plastingerüst ermöglicht, wenn man nicht annehmen will, dass dem zwischen dem Plastingerüst liegenden mehr oder weniger flüssigen Enchylema diese Eigenschaft zukommt.

(cf. unten den allgemeinen Theil p. 553 ff.). Bei genauerer Durchsicht sehr vieler Ganglienzellen wurde ich aber auf ganz anders gebaute Kerne aufmerksam, welche mich auf den richtigen Weg wiesen und mir zeigten, dass auch bei den uninucleolären Ganglienzellkernen der Wirbelthiere im Grunde genau derselbe Kernbau vorliegt, wie bei den multinucleolären Ganglienzellen der Gastropoden.

Neben den eben beschriebenen mit Nucleinkörpern ganz erfüllten Kernen, welche ich in Folgendem kurz als Kerntypus *A* bezeichnen will, kommen nämlich, besonders zahlreich in bestimmten Ganglien, solche vor, die verhältnismäßig viel spärlicher Nucleinkörper enthalten und fernerhin Kerntypus *B* genannt werden sollen. Hier konnte ich mich nun wieder deutlich von der Existenz feiner fast farbloser homogener Fäden überzeugen, welche bald auf weitere, bald auf kürzere Strecken zu verfolgen waren, in Knotenpunkten zusammentrafen und offenbar Netze von verschieden weiten Maschen bildeten. Meist erschienen diese Fäden, die zweifelsohne wieder als Plastinbildungen aufzufassen sind, mit Nucleinkörpern besetzt, bald dichter, bald spärlicher, demgemäß sie selbst sehr verschieden deutlich zur Erkennung kamen, genau wie wir es auch beim Typus 2 von *Pleurobranchus* (cf. Fig. 15 von Taf. XXXII) getroffen haben. Öfters, allerdings bei Weitem nicht so häufig als bei *Pleurobranchus* und vor Allem nicht so in die Augen springend, sondern erst bei genauerem Zusehen erkennbar, traf ich auf Kerne von der Art, wie sie von *Pleurobranchus* in Figg. 11 und 14 (Taf. XXXII) abgebildet sind, d. h. solche, in denen bald mehr bald weniger große Partien ganz frei von Nucleinkörpern erschienen und nur von dem feinen Plastinnetz erfüllt waren, dessen Fäden dann oft sehr deutlich und auf lange Strecken hervortraten. Um diese subtilen, nur auf Glycerinpräparaten scharf hervortretenden Strukturverhältnisse zur deutlichen Anschauung zu bringen, habe ich in Figg. 3—6 der Taf. XXXIII vier Zellkerne des Kerntypus 2 bei noch stärkerer, fast doppelt so starker, Vergrößerung wiedergegeben, als die übrigen Figuren gezeichnet sind und zwar nach Jodgrünfuchsinbehandlung und Glycerindifferenzirung. Die Nucleinkörper zeigen in Folge langen Liegens in Glycerin einen mehr grauvioletten Farbenton, während sie in Kanadabalsam und nach Differenzirung durch absoluten Alkohol meist hellviolett erscheinen, wie dies die Figg. 9—13 zeigen (cf. oben p. 498 ff.). In Figg. 3 und 4 (Taf. XXXIII) ist das Plastingerüst, das bald feinfädig, bald feingekörnt aussieht, an vielen Stellen ganz frei von Nucleinkörpern und hebt sich hier als hellere Partie gegen letztere ab, etwa ähn-

lich wie es Fig. 14 der Taf. XXXII von dem Kern von *Pleurobranchus* demonstrirt. In fernerer Übereinstimmung mit diesem Kerntypus von *Pleurobranchus* trifft man auch bei dem Kerntypus *B* vom Hunde bisweilen Räume, welche auf den ersten Blick ganz leer erscheinen, bei genauerem Hinsehen aber öfter noch kurz abgerissene Plastinfädchen aufweisen, welche von den benachbarten Plastingerüsten ausgehen, wie es z. B. Fig. 3 rechts unten zeigt. Im Leben sind diese Partien zweifelsohne gleichfalls durchweg mit Plastin erfüllt, und nur durch die Behandlung sind sie auf Schnitten leer geworden. Dasselbe gilt offenbar von den weiten fast ganz substanzleeren Räumen des Kerns der Fig. 6 (Taf. XXXIII). Wahrscheinlich hat hier ein gleich lockeres und darum leicht zerstörbares Plastingerüst vorgelegen, wie es sich in den hellen Partien der Kerne Figg. 3 und 4 noch zum größten Theil bewahrt hat. Übrigens erhält die Sublimathärtung und die von mir verwandte Aufklebemethode (cf. oben Methodisches) die Kerne sehr vollständig und so substanzarme Räume, wie sie der Kern in Fig. 6 aufweist, traf ich verhältnismäßig selten.

Die Fig. 3 (Taf. XXXIII) zeigt uns ferner die Nucleinkörper an vielen Stellen auf den Plastinfäden deutlich hinter einander gereiht, genau wie wir es beim Kerntypus 2 von *Pleurobranchus* (cf. Fig. 15 auf Taf. XXXII) gesehen haben. Ist der Abstand zwischen den linear angeordneten Nucleinkörnchen ein größerer, so erkennt man deutlich zwischen ihnen die feinen Plastinfäden als Verbindungsstücke. Oft liegen die Nucleinkörper aber so dicht, dass man von dem Plastingrundfaden nichts mehr sehen kann. In manchen Fällen verschmelzen auch die Nucleinkörper direkt mit einander, nehmen also die Form des Kerngerüstes an, wie es FLEMMING beschrieben hat, wenigstens erkläre ich mir so die dickeren stärker gefärbten, mehr oder weniger homogen aussehenden Fäden, die man öfter neben den Körnchenreihen trifft, wie dies z. B. Fig. 6 (Taf. XXXIII) zeigt. Ähnlich dicke chromatische Fäden von homogenem Aussehen sah ich auch öfter bei dem entsprechenden Typus 2 von *Pleurobranchus* (cf. Fig. 15 der Taf. XXXII). Dieser reihenweisen Anordnung begegnet man aber nur bei den kleinen oder mittelgroßen Nucleinkörpern, die größten Nucleinkörper liegen dagegen stets isolirt (Figg. 3—6, Taf. XXXIII), genau wie wir es bei *Pleurobranchus* (cf. z. B. Figg. 11, 13, 14, Taf. XXXII) gesehen haben. Besonders gilt dies von den Nebennucleolen[1] (cf. oben p. 530 und das vierte Kapitel).

[1] Betont sei, dass hier wirkliche Nebennucleolen, nicht aber Netzknoten im Sinne FLEMMING's vorliegen. Um solche handelt es sich bei den großen

In den Kernen Figg. 3 und 4 der Taf. XXXIII ist das Plastingerüst an den meisten Stellen nur spärlicher mit Nucleinkörpern besetzt, an gewissen Stellen häufen diese sich aber, so besonders an der Peripherie des Kerns, und lassen dann nur noch undeutlich das Plastingerüst zwischen sich unterscheiden. Noch dichter liegen die Nucleinkörper im Kern Fig. 5 der Taf. XXXIII und zwar im weitaus größten Theil desselben, Plastinfäden kann man hier zwischen ihnen kaum nachweisen, wohl aber sieht man trotz der dichten Lagerung die Nucleinkörper wieder öfter reihenweise fädig hinter einander gereiht. In der rechten unteren Ecke des Kerns der Fig. 5 (Taf. XXXIII) lockert sich aber das Gefüge der Nucleinkörper und gleichzeitig wird auch wieder das Plastingerüst deutlicher.

Während also in Figg. 3 und 4 im größten Theil des Kerns das Plastingerüst deutlich hervortritt, ist es im Kerne der Fig. 5 nur noch an einem sehr beschränkten Gebiet (rechts unten) zu erkennen. Schließlich haben wir in den Kernen des Typus *A* (cf. Fig. 7, Taf. XXXIII) Kerne kennen gelernt, die durchweg vollgepfropft mit Nucleinkörpern sind und nirgends mehr ein Plastingerüst unterscheiden lassen. Da dieser Typus aber durch alle Übergänge mit dem Typus *B* (Figg. 3—5, Taf. XXXIII) verbunden ist, ferner in einem und demselben Kerne man oft die deutlich plastinhaltigen und nucleinarmen Abschnitte in die nucleinerfüllten Partien ohne erkennbares Plastin übergehen sieht und zwar in der Weise, dass das Plastingerüst immer undeutlicher wird, je mehr sich die Nucleinkörper anhäufen (cf. Fig. 3 und 5, Taf. XXXIII), so glaube ich, dass auch in den Fällen, wo nur Nucleinkörper zur Beobachtung kommen, wie dies bei dem Kerntypus *A* der Fall ist (z. B. Fig. 7, Taf. XXXIII und Fig. 5, Taf. XXXIV), in Wirklichkeit doch stets ein Plastingerüst vorhanden ist, das nur durch die dichtgelagerten Nucleinkörper verdeckt wird, d. h. dass also zwischen den Kernen des Typus *A* und *B* kein principieller, sondern nur, wenn ich so sagen darf, ein gradueller Unterschied besteht, in so fern bei jenen die Nucleinkörper vorherrschen, bei letzteren aber dem Plastingerüst gegenüber mehr zurücktreten.

Wahrscheinlich haben wir es auch hier, wie ich dies schon für

---

Nucleinkörpern der Spinalganglienzellkerne der Säugethiere eben so wenig wie bei den Ganglienzellkernen der Gastropoden, denn niemals sieht man hier chromatische Fäden, d. h. Nucleinkörperreihen sich vereinigen, sondern die großen Nucleinkörper liegen stets wie die Hauptnucleolen frei im Plastingerüst.

Pleurobranchus betonte (cf. p. 521), in den verschieden gebauten Kernen mit physiologisch verschiedenen Zuständen des Kerns zu thun.

Ob in den Kernen des Typus *A* (Fig. 7, Taf. XXXIII) eine lineare Anordnung der Nucleinkörper vorliegt, oder ob diese ganz regellos in ein sehr engmaschiges Plastingerüst eingestreut sind, gleich dem Typus 1 von *Pleurobranchus* (cf. Figg. 11, 13 und 14, Taf. XXXII), muss ich unentschieden lassen, doch halte ich die letztere Möglichkeit für die wahrscheinlichere.

Was die Form und den Bau der Nucleinkörper selbst betrifft (Figg. 3—14, Taf. XXXIII), so sind die größeren bald mehr eckig und vielgestaltig, bald rundlicher, besonders gilt das Letztere von den allergrößten, den Nebennucleolen Flemming's. Meist erscheinen die größeren Nucleinkörper mehr oder weniger homogen, nicht selten glaubt man aber ähnlich wie bei den Gastropodenganglienzellkernen (cf. z. B. Fig. 13, Taf. XXXII) in ihnen eine Körnelung unterscheiden zu können, so dass wahrscheinlich auch bei den uninucleolären Ganglienzellkernen der Wirbelthiere die Makrosomen in vielen Fällen nur Konglomerate von Mikrosomen darstellen, worauf ich im vierten Kapitel noch eingehender zurückkomme.

Durch Pikrokarmin färben sich die Nucleinkörper intensiv roth (Figg. 24, 25, Taf. XXXIII), das Plastin kommt auch hier in den meisten Kernen in Folge der dichten Lagerung der Nucleinkörper (Typus *A*) nur undeutlich zur Beobachtung (Fig. 25). In Kernen, in denen die Nucleinkörper lockerer gefügt sind, erscheint es (Fig. 24) als eine farblose bis schwach gelbliche Substanz, in der die einzelnen Körnchen resp. Fädchen nur schwer zu unterscheiden sind.

b. Eier.

(Taf. XXXV—XXXVIII, Fig. 1—12.)

Unter den Eikernen der verschiedenen Thiere existiren ganz ähnliche Unterschiede, wie wir sie bei den Ganglienzellkernen kennen gelernt haben. Die sehr großen (dotterreichen) Eier der niederen Wirbelthiere enthalten in ihren Kernen viele große erythrophile Nucleolen, genau wie die großen Ganglienzellen der Gastropoden, die kleinen (und dotterarmen) Eier der Säugethiere stimmen dagegen mit den ebenfalls verhältnismäßig kleinen Ganglienzellen der Wirbelthiere überein, in so fern sie gleich diesen nur einen einzigen sehr großen Nucleolus aufweisen, der gegenüber den übrigen Kernelementen scharf hervortritt. Die beiden entsprechenden Kerntypen, d. h. einerseits die uninucleolären und andererseits die multi-

nucleolären zeigen auch sonst bei Ganglienzellen und Eiern gewisse Übereinstimmung im Bau, worüber im letzten Kapitel noch ausführlicher gesprochen werden wird.

Was zunächst die großen dotterreichen **multinucleolären Eier** anlangt, so habe ich ihre Kernverhältnisse besonders bei den Fischen (Cobitis) und Amphibien (Frosch) eingehender studirt. Letztere sind ungleich günstigere Objekte als erstere. Fig. 1 *B* (Taf. XXXV) stellt einen Theil eines Querschnittes durch den Kern eines großen reifen Eierstockeies vom Frosch nach Sublimathärtung und Färbung mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin bei etwa derselben Vergrößerung dar, bei welcher die Ganglienzellkerne der Gastropoden auf Taf. XXXII wiedergegeben sind. Die Struktur des Kerns tritt besonders in seinem breiten peripheren Abschnitt deutlich zu Tage. Hier setzt er sich wie z. B. bei *X* aus kaum mittelgroßen im Durchmesser etwas schwankenden Nucleinkörpern von fast dunkelschwarzer Färbung und aus einer helleren, zwischen diesen liegenden Substanz zusammen, welche selbst bei stärkerer Vergrößerung nur fein granulirt erscheint. Diese letztere ist von CARNOY[1], der die Eikerne der Amphibien außerordentlich genau auch in chemischer Beziehung untersucht hat, als Plastin erkannt worden. Auch ZACHARIAS[2] hatte schon früher angegeben, dass die Eikerne ein Plastingerüst enthalten.

CARNOY beschreibt und zeichnet das Plastingerüst als Netzwerk feiner Fädchen. Beim Frosch kann man dies auf Schnitten nur schwer erkennen. Bei sehr starker Vergrößerung macht es allerdings, besonders in den ganz peripheren Theilen des Kerns, oft den Eindruck, als wenn die feinen Körnchen sich in gleich zarte Fädchen fortsetzten und die Körnchen nur die Knotenpunkte darstellten, in denen sich die Fädchen treffen. Da CARNOY noch ungleich günstigere Objekte als den Frosch untersucht hat, so glaube ich mit Rücksicht auf die sehr genauen Studien CARNOY'S, dass thatsächlich überall das Plastingerüst ein Netzwerk von Fädchen darstellt.

An etwas weiter gefügten Stellen des Plastingerüstes erkennt man ferner oft deutlich, dass zwischen den Plastinfädchen resp. Körnchen noch eine homogene Substanz liegt, die CARNOY als Enchylema bezeichnet und für sehr bedeutungsvoll bei den chemischen Processen, die sich im Kern abspielen, erklärt.

Die Kerne des Froscheies stimmen also im Wesentlichen mit den

---

[1] CARNOY et LEBRUN, La Cellule, l. c.

[2] ZACHARIAS, l. c.

multinucleolären Ganglienzellkernen (cf. z. B. Fig. 11, 13, 14, Taf. XXXII) überein, die ebenfalls überall deutlich aus stark sich färbenden Nucleinkörpern verschiedener Größe und aus einer hellen, d. h. schwach tingirbaren, meist feinkörnig, seltener feinfädig resp. netzig aussehenden Grundsubstanz bestehen, welch' letztere die kleineren und größeren Lücken zwischen den ersteren ausfüllt. Auch das Enchylema kam in den Ganglienzellen der Gastropoden zur deutlichen Unterscheidung.

Betrachten wir jetzt das Centrum des eben besprochenen Eikerns vom Frosch (Fig. 1 *B*, Taf. XXXV), so sehen wir hier zunächst die großen Nucleolen, welche zum Theil ganz eigenartige Formen zeigen und sich im Allgemeinen etwas dunkler tingiren als die Nucleinkörper, angehäuft und zwischen ihnen wieder allenthalben das helle Plastingerüst deutlich auf weitere oder kürzere Strecken hervortreten. Neben den Nucleolen finden sich aber auch hier im Centrum bald zahlreicher bald spärlicher Nucleinkörper von sehr wechselndem Durchmesser. Die größeren von ihnen haben theilweise ebenfalls ein sehr merkwürdiges Aussehen, bald die Form einer Hantel, bald eines Hufeisens etc. Von diesen größeren Nucleinkörpern sieht man häufig perlschnurförmig angeordnete kleinere Nucleinkörper ausgehen; schließlich erkennen wir, dass manche der großen so eigenartig gestalteten Nucleinkörper auch in der Färbung nachlassen. Alle diese Verhältnisse berühre ich hier nur kurz, da ich auf sie im vierten Kapitel noch sehr ausführlich eingehen werde.

Vergleichen wir mit dem eben beschriebenen reifen Eierstocksei ein jüngeres, kaum mittelgroßes, noch dotterfreies (Fig. 13, Taf. XXXV), so treten uns hier etwas andere Verhältnisse im Kern entgegen. Abgesehen von der ganz verschiedenen Lagerung der Nucleolen, die hier nicht central, sondern vorwiegend peripher sich finden, sehen wir auch die dunkel gefärbten Nucleinkörper, welche wieder in der Stärke stark variiren und zum großen Theil mikrosomartig klein sind, den Kern so dicht erfüllen, dass ein Plastingerüst nirgends scharf zu Tage tritt. Es liegen also hier abermals Anklänge an die Bauverhältnisse der Ganglienzellen von *Pleurobranchus* vor, in so fern wir auch hier Kernformen mit sehr eng gelagerten Nucleinkörpern und in Folge dessen sehr undeutlichem Plastingerüst kennen gelernt haben. Carnoy giebt ebenfalls an, dass das Plastingerüst bei den jungen Kernen stärker zurücktritt, zeichnet aber überall das feine Plastinnetzwerk zwischen den Nucleinkörpern auch hier ein. Ich habe es auf Schnitten in dieser Form nicht beobachtet. Auch in diesen

jüngeren Kernen sehen wir wieder an verschiedenen Stellen die Nucleinkörper perlschnurförmig auf weitere oder kürzere Strecken angeordnet und die Perlschnüre selbst bald gerade bald gebogen oder zickzackförmig, Strukturen, die mit der Auflösung der Nucleolen zusammenhängen und darum erst im vierten Kapitel wieder nähere Berücksichtigung finden werden.

In den allerjüngsten Eistadien (Figg. 1—7, Taf. XXXVI) sind die Kerne ebenfalls dicht erfüllt von Nucleinkörpern, welche hier meist mikrosomartig klein sind. Ein Plastingerüst tritt auf Schnitten nicht zu Tage. Doch ist es wahrscheinlich auch hier vorhanden, da es bei den uninucleolären Eiern in gleichem Stadium zweifelsohne existirt, wie wir gleich sehen werden. Diese Jugendform der Eier unterscheidet sich, wie wir aus dem zweiten Kapitel wissen, wesentlich dadurch von den alten Eiern, dass die Nucleinkörper sich nicht wie bei den letzteren durch Jodgrünfuchsin violett, sondern intensiv grün färben, d. h. also ungleich phosphorreicher sind. Ein gleicher Gegensatz bezüglich des Phosphorgehaltes der Nucleinkörper zwischen den jüngsten und alten Eikernen besteht auch bei den Fischen, wie dies die Figg. 3*a*—3*e*, 4 und 5, der Taf. XXXVII von *Cobitis* zeigen.

Gehen wir jetzt zu den **uninucleolären Eiern** der Säugethiere über, so zeigen diese im Grunde genommen dieselben Kernstrukturen wie die eben beschriebenen multinucleolären der niederen Wirbelthiere. Ich habe die einschlägigen Verhältnisse namentlich bei der Katze studirt. Die Figg. 3—12 der Taf. XXXVIII geben mehrere Eikerne derselben auf verschiedenen Entwicklungsstadien aus Schnitten durch ein Ovarium nach Sublimathärtung und Hämatoxylinfärbung wieder, d. h. also die Objekte waren genau so behandelt, wie die eben beschriebenen Eier vom Frosch (Taf. XXXV). Auch die Vergrößerung ist dieselbe wie bei letzteren. Die Eier Figg. 3—12 stammen aus verschieden großen Follikeln, die Figg. 3 und 4 aus Graaf-schen Follikeln, die Eier Figg. 9—12 aus primären Follikeln mit noch endothelartig plattem Follikelepithel. Im Kern Fig. 3 erblicken wir neben vielen sehr großen Nucleinkörpern, welche genau wie bei den uninucleolären Ganglienzellen (cf. bes. Fig. 4, Taf. XXXIII) die Form von Nebennucleolen angenommen haben, und neben wenig mittelgroßen makrosomenartigen Bildungen ungeheuer viel sehr dicht gelagerte Mikrosomen, welche besonders die obere Hälfte des Kerns einnehmen und diese ungleich dunkler erscheinen lassen als die untere, in welcher die Nucleinkörper, welche wie beim Froschei stets durch ihre starke Färbbarkeit dem Hämatoxylin gegenüber ausge-

zeichnet sind, nur spärlicher auftreten, dagegen eine bedeutend hellere Substanz stark entwickelt ist. Diese letztere erscheint stets so fein granulirt wie das Plastingerüst des Froscheies (cf. Fig. 1 *B*, Taf. XXXV) in der Regel und stellt zweifelsohne eine diesem entsprechende Bildung dar. Kern Fig. 4 (Taf. XXXVIII) zeigt die Mikrosomen nicht so gleichmäßig über eine große Fläche ausgebreitet wie Kern Fig. 3 oben, sondern an verschiedenen Stellen und in sehr mannigfaltiger Weise centrirt, dabei noch enger zusammengedrängt, so dass ihre Packete noch dunkler erscheinen als im Kern Fig. 3. Oft erscheinen diese Ansammlungsstellen der Mikrosomen als mehr oder weniger scharf gegen den übrigen Kerninhalt abgesetzte Stränge von sehr wechselnder Form, Länge und Stärke (Figg. 4, 5, 7), in manchen Fällen (in Fig. 6) als mehr formlose Massen, die sich nach außen allmählich lockern. Fast regelmäßig liegen diesen Mikrosomenmassen wieder makrosomenartige Nucleinkörper und Nebennucleolen von sehr wechselndem Durchmesser und sehr mannigfaltiger Struktur, oft in bedeutender Menge, eingebettet (Figg. 4—7), worüber im vierten Kapitel noch ausführlicher berichtet werden wird. Die helleren Kernpartien der Figg. 4—7 bestehen eben so wie in Fig. 3 wieder überwiegend aus Plastin und wenigen eingestreuten mittelgroßen bis ganz kleinen Nucleinkörpern. Fig. 5 ist einem sehr dünnen Schnitt entnommen und zeigt gegenüber den Nucleinkörpern, welche sich in sehr verschiedener Weise, theilweise wieder strangförmig, anhäufen, ein starkes Hervortreten des Plastingerüstes, das z. B. links unten auf eine weite Strecke ganz frei von Nucleinkörpern ist, während dagegen in Fig. 6 die Nucleinkörper (meist wieder als Mikrosomenstränge mit eingestreuten Makrosomen und Nebennucleolen) stark überwiegen (cf. Näheres im 4. Kapitel). Betont sei, dass die Figg. 3—7 bis in die feinsten Details die Originale genau wiedergeben.

Die allerjüngsten Eier haben im Wesentlichen dieselbe Struktur, in so fern auch sie sich deutlich aus Nucleinkörpern und Plastin aufbauen und diese beiden Elemente in sehr wechselndem gegenseitigem Lageverhältnis enthalten, wie dies aus Figg. 9—12 ersichtlich ist, welche die Kerne ebenfalls möglichst naturgetreu und bei gleicher Vergrößerung wie die Figg. 3—7 darstellen. In so fern besteht ein Unterschied den alten Eikernen gegenüber, als bei diesen jüngsten Kernformen einerseits die Nucleinkörper meist makrosomartig groß und Nebennucleolen nur seltener sind, andererseits nie stärkere Nucleinkörperstränge zur Ausbildung kommen, wohl aber die Nucleinkörper oft perlschnurartig einreihig hinter einander geordnet sind (cf. Fig. 11).

Auch hier bei den uninucleolären Eikernen färben sich genau, wie wir es schon bei den multinucleolären Eikernen konstatirt haben, und wie wir es im ersten Kapitel als Eigenthümlichkeit aller jungen Kerne kennen gelernt haben, die Nucleinkörper in den jüngsten Eiformen wieder nach Jodgrünfuchsinbehandlung deutlich grün, während sie in den älteren Eistadien die typisch hellviolette bis rothviolette Färbung annehmen, die wir bereits bei den älteren multinucleolären Eiern gefunden haben, wie ein Vergleich der Figg. 2 und 1 (Taf. XXXVIII) zeigt. Beide Figuren entstammen Kanadabalsampräparaten, welche zwar eine sehr schöne färberische Differenzirung aufweisen, die feineren Strukturverhältnisse aber, wie schon oft betont, nur sehr undeutlich erkennen lassen. In Fig. 2 entsprechen die hellen Räume zwischen den grünen Nucleinkörpern dem Plastingerüst, das wir auf den Glycerinschnitten nach Hämatoxylinfärbung so deutlich als feine farblose Körnelung zwischen den groben dunklen Nucleinkörpern unterscheiden konnten.

Durch Pikrokarmin nehmen genau wie bei den uninucleolären Ganglienzellen die Nucleinkörper wieder eine deutliche Rothfärbung an, während das Plastin farblos bis schwach gelblich erscheint.

c. Drüsen.

(Taf. XXXVIII, Fig. 31—35, XXXIX.)

Einen sehr mannigfaltigen Bau der Kerne habe ich bei den Drüsenzellen konstatirt.

Fig. 31 *A* der Taf. XXXVIII stellt den durch sehr bedeutenden Durchmesser ausgezeichneten Kern des als **Exkretionsorgan** fungirenden Seitengefäßes von **Ascaris** dar, nach Sublimathärtung und Färbung mit Hämatoxylin. Derselbe erinnert in seiner Struktur an die Kerne der großen Eier der niederen Wirbelthiere, z. B. des Frosches, in so fern er eine ungeheuere Zahl sehr scharf hervortretender, im Durchmesser stark schwankender, meist aber ziemlich großer Nucleolen und kaum mittelgroße Nucleinkörper von fast gleicher Färbbarkeit wie die ersteren enthält. Während aber bei den ältesten Eikernen des Frosches die Nucleinkörper lockerer gefügt sind und zwischen sich deutlich das Plastingerüst als feine helle Körnelung erkennen lassen, liegen sie hier ähnlich wie bei den noch dotterlosen Eiern des Frosches (cf. Fig. 13, Taf. XXXV) so dicht, dass eine zweite Substanz im Sinne des Plastins meist nicht zur deutlichen Unterscheidung kommt. Doch ist sie wahrscheinlich auch hier überall vorhanden, wenigstens glaubte ich bei starker

Vergrößerung an einigen etwas lockerer gefügten Stellen zwischen den dunklen Nucleinkörpern eine feinere helle Granulirung erkennen zu können, wie dies Fig. 31 *B* zu demonstriren sucht, welche einen kleinen Theil des Kerns stark vergrößert sehr genau wiedergiebt, während der ganze Kern in Fig. 31 *A* diesbezüglich etwas schematisirt und bei schwacher Vergrößerung gezeichnet ist. Nicht selten trifft man die Nucleinkörnchen auch hier reihenweise angeordnet.

Nahe den eben beschriebenen *Ascaris*-Kernen stehen in ihrem Bau die großen **Spinndrüsenkerne** der Raupe, die ich besonders bei *Saturnia Pernyi*, und zwar von vier verschiedenen Entwicklungsstadien, untersucht habe. Sehen wir von den Nucleolen ab, die in großer Menge vorkommen und sehr eigenartig sind, wie wir im nächsten Kapitel noch sehen werden, so bestehen hier die Kerne (Figg. 1—9, Taf. XXXIX) meist aus sehr dicht und oft ganz regellos gelagerten mikrosomenartig kleinen Nucleinkörpern. Bisweilen treten aber neben diesen auch größere, oft eckige und vielgestaltige Makrosomen auf, welche nicht selten genau, wie wir es schon bei den großen multinucleolären Ganglienzellen der Gastropoden (cf. z. B. Fig. 13 Taf. XXXII) kennen gelernt haben, deutlich gekörnt erscheinen und sich offenbar aus Mikrosomen zusammensetzen. Ein Plastingerüst habe ich mit Bestimmtheit nicht nachweisen können, wohl aber liegen auch in diesen Kernen die Nucleinkörper öfter linear hinter einander, was mit einiger Wahrscheinlichkeit auf eine Plastingrundsubstanz im Sinne der Plastinfäden der Ganglienzellkerne des Typus 2 von *Pleurobranchus* (cf. Fig. 15, Taf. XXXII) und der Wirbelthiere (Figg. 3—6, Taf. XXXIII) schließen lässt. Hierfür sprechen auch die gleich zu schildernden Bauverhältnisse der Beindrüsen von *Phronima*. Auch FLEMMING[1] betont in Übereinstimmung mit MEVES[2], dass ein Linin in den Spinndrüsenkernen der Raupen nicht erkennbar sei[3].

Im ganz anderen Bilde als die eben geschilderten beiden Kernarten erscheinen die **Beindrüsen von Phronima** (Figg. 32—35, Taf. XXXVIII). Hier treten mit aller nur wünschenswerthen Deutlichkeit Fadenbildungen und netzförmige Verbindungen derselben auf. Die Fäden erscheinen in vielen Fällen nur als Reihen dicht hinter einander geordneter stark färbbarer (durch Karmin Figg. 32—34) Nucleinkörper

---

[1] MERKEL-BONNET, »Ergebnisse«. Zelle. 1895.

[2] MEVES, Zur Struktur der Kerne in den Spinndrüsen der Raupen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVIII. 1897.

[3] Bisweilen glaubte ich helle farblose Grundfäden zu erkennen, sie waren aber so unbestimmt, dass ich sie nicht durch eine Zeichnung wiedergegeben habe.

von meist mittlerer Größe; an anderen Stellen sind die Nucleinkörper lockerer gestellt, dann erkennt man deutlich zwischen ihnen eine schwer tingirbare (nach Karminbehandlung kaum schwach rosa aussehende) scheinbar homogene Substanz als Grundmasse der Fäden. Schließlich begegnet man auch Fäden von oft sehr bedeutender Länge, welche nur aus dieser hellrosa gefärbten Grundsubstanz zu bestehen und einen Nucleinbesatz ganz zu entbehren scheinen (cf. bes. Fig. 34). Diese Fäden stimmen genau im Aussehen mit den Plastinfäden überein, die wir bei den Ganglienzellkernen des Typus 2 von *Pleurobranchus* (Fig. 15, Taf. XXXII) und beim Hunde (Figg. 3—6, Taf. XXXIII) kennen gelernt haben und stellen zweifelsohne eine gleiche Substanz dar. Nicht selten trifft man die oft ziemlich weiten Maschen des chromatischen, d. h. mit Nucleinkörpern besetzten Kernnetzes von ganz nucleinfreiem Plastingewebe erfüllt (cf. Fig. 33 u. 34), d. h. es liegen dann ähnliche Verhältnisse vor, wie wir sie bei manchen Kernen von *Pleurobranchus* (cf. z. B. Fig. 14, Taf. XXXII) und bei den ältesten Eikernen vom Frosch (cf. Fig. 1 *B*, Taf. XXXV) getroffen haben. Die hellen Räume in Fig. 33 und 34 sind wahrscheinlich im Leben alle zum größten Theil von einem solchen zarten Plastinnetze erfüllt gewesen, von dem sich aber auf Schnitten, ähnlich wie bei *Pleurobranchus* (cf. Fig. 11, Taf. XXXII), oft nur Spuren als kleine Fetzen erhalten haben. In manchen Fällen ist das chromatische Netzwerk so eng, dass die Nucleinkörper auf den ersten Blick regellos durch einander gelagert scheinen, und erst bei Anwendung stärkerer Vergrößerung ihre netzförmige Anordnung deutlicher zu Tage tritt. Häufig trifft man größere, durch sehr dunkle (Roth-) Färbung hervorstechende Partien in den Kernen von *Phronima* (Fig. 32), welche sich bei sehr starker Vergrößerung stets in äußerst dicht gedrängte Nucleinkörper auflösen lassen. Ob auch an diesen Punkten noch ein chromatisches Netzwerk vorkommt, oder ob die Nucleinkörper hier ganz regellos in ein sehr engmaschiges Plastingerüst eingelagert sind wie bei den Ganglienzellkernen des Typus 1 von *Pleurobranchus* (cf. z. B. Figg. 11, 13, 14, Taf. XXXII) und bei den Eiern, uninucleolären (Figg. 3—12, Taf. XXXVIII) wie multinucleolären (Fig. 1 *B*, Taf. XXXV), war nicht zu entscheiden. Doch halte ich auch hier (cf. das oben p. 534 über die uninucleolären Ganglienzellen Gesagte) das Letztere für das Wahrscheinlichere. Bemerken will ich, dass die Nucleolen, welche in großer Zahl vorhanden sind, auf den Karminpräparaten nicht scharf hervortreten, da sie meist in den eben beschriebenen dicken Nucleinansammlungen versteckt liegen; nach

Jodgrünfuchsinbehandlung stechen sie dagegen auch hier in der typisch knallrothen Farbe gegenüber dem cyanophilen Kerngerüst deutlich hervor (Fig. 35, Taf. XXXVIII).

Die Kerne der Beindrüsen von *Phronima* haben also eine Struktur, welche genau der Anschauung entspricht, die FLEMMING und seine Anhänger allgemein für den Kern vertreten, d. h. sie enthalten ein deutlich fädiges chromatisches, d. h. aus Lininfäden und aufgelagertem Chromatin bestehendes Gerüstwerk mit ausgeprägter Netzknotenbildung. Hervorgehoben sei noch, dass die *Phronima*-Beindrüsen eine große Ähnlichkeit im Bau mit den von HEIDENHAIN[1] so eingehend untersuchten und sorgfältig abgebildeten Leukocytenkernen zeigen[2].

Abermals ganz anders gebaut sind die Kerne der **Malpighi'schen Gefäße**, d. h. der Exkretionsorgane von **Blatta**. Zunächst muss ich auch hier wieder die große Verschiedenheit betonen, die im Bau der einzelnen Kerne, oft desselben Schlauches, besteht und wahrscheinlich ebenfalls durch den sehr wechselnden physiologischen Zustand der Kerne hervorgerufen wird. Allerdings beruht diese Mannigfaltigkeit theilweise auf noch anderen Strukturverhältnissen, als wir sie bei den Ganglienzellkernen und Eikernen kennen gelernt haben.

Kern 10 (Taf. XXXIX) stellt einen typischen Kern aus einem Sublimatpräparat und nach Doppelfärbung mit Jodgrün-Fuchsin dar. Wir unterscheiden in ihm sehr verschieden große intensiv grüne Nucleinkörper, welche verhältnismäßig sehr spärlich sind, ein sehr lockeres Gefüge zeigen und desshalb einzeln scharf im Kern hervortreten. Von einem Plastingerüst ist in diesem Kern nichts zu entdecken. In einigen wenigen Fällen sah ich aber auf Kanadabalsamschnitten von den groben grünen Nucleinkörpern hellere Fäden abgehen. Wahrscheinlich hängen also auch hier die Nucleinkörper in

---

[1] HEIDENHAIN, l. c.

[2] Leider standen mir von *Phronima* nur Alkoholpräparate zur Verfügung. Sie waren aber ganz vorzüglich konservirt, so dass die oben beschriebenen Strukturen nicht als Kunstprodukte gelten dürfen, zumal ich auch bei anderen Zellen, besonders Ganglienzellen, mich überzeugt habe, dass durch Alkohol keine solchen Kunstprodukte hervorgerufen werden. Hierfür spricht auch die große Ähnlichkeit dieser Kerne mit den von HEIDENHAIN vorzüglich konservirten Leucocytenkerne. Die untersuchten Thiere stammten von ganz verschiedenen Fundorten, sie wurden theils von Herrn Prof. CHUN, theils von Herrn Privatdocent Dr. BRAEM gesammelt, stimmten aber durchaus überein. Nur will ich bemerken, dass bei manchen Exemplaren die Kerne fast durchweg sehr engmaschig waren.

einem Plastingerüst, das aber nirgends zu stärkerer Ausbildung kommt[1].

Wenn sich nun auch in den Räumen zwischen den Nucleinkörpern Strukturen meist nicht nachweisen lassen, so sind sie doch von einer wahrscheinlich homogenen Substanz erfüllt, denn sie erscheinen oft deutlich gefärbt (cf. Figg. 10—24, Taf. XXXIX). Diese farblose Zwischensubstanz der Nucleinkörper entspricht offenbar dem Enchylema, das wir bei den Kernen mit sehr entwickeltem Plastingerüst zwischen dem letzteren unterscheiden konnten, wie bei den Ganglienzellen von *Pleurobranchus* und den Eiern. Das Interessante ist nun einerseits, dass dieses Enchylema in den einzelnen Kernen der Malpighi'schen Gefäße einen sehr verschiedenen Grad der Färbbarkeit zeigt, andererseits dass es sich stets in grünlichem Tone tingirt. In manchen Kernen (z. B. Figg. 10, 13, 18) erschien das Enchylema fast farblos, nur mit einem ganz zarten Hauch von grün. Im entgegengesetzten Falle, wie z. B. in Fig. 16, 17, 20, ist die Färbung eine so intensive, dass sie fast derjenigen der Nucleinkörper gleichkommt und diese besonders bei dichterer Lagerung kaum mehr deutlich unterscheiden lässt. Fig. 20 links zeigt uns zwei verhältnismäßig sehr kleine Kerne dicht neben einander. Wir haben es in ihnen offenbar mit zwei jugendlichen Kernen zu thun, die eben erst durch Theilung aus einem Mutterkern hervorgegangen sind. Diese jungen Kerne zeigen das Enchylema besonders dunkelgrün. Auch sonst fand ich oft besonders die kleinen Kerne (cf. Figg. 16, 17) durch dunkleres Enchylema ausgezeichnet. Es liegt die Vermuthung nahe, dass dies ein Charakteristikum der jungen Kerne sei. Hierfür könnte die Thatsache sprechen, dass in anderen Epithelzellen ebenfalls die jugendlichen Kernformen oft eine ausgesprochene Grünfärbung des Enchylemas zeigen. Dies gilt besonders von den Epithelkernen des Centralkanals des Rückenmarks von Larven der Amphibien (cf. Figg. 1, 2, Taf. XXXIV), die auch im Übrigen eine gewisse Übereinstimmung mit den Malpighi'schen Kernen zeigen (cf. die Anm.).

Auf der anderen Seite trifft man aber auch oft ganz gleich große Kerne und nicht selten dicht neben einander, welche eine ganz verschiedene Färbung des Enchylemas zeigen. Es wäre also auch denkbar, dass bestimmte physiologische Zustände der Drüsenzellen durch intensivere Färbung des Kernenchylema ausgezeichnet sind.

---

[1] Auch in den sehr ähnlich gebauten Epithelkernen des Centralkanals der Amphibienlarven, besonders von *Triton*, konnte ich öfter neben den grünen Nucleinkörpern blasse Fäden unterscheiden.

Flemming[1] betont schon den großen Wechsel in der Färbbarkeit des Kernsaftes bei den Kernen der verschiedenen Gewebe, wenn auch Flemming's Kernsaft zweifelsohne nicht in allen Fällen dem von mir als Enchylema unterschiedenen Kernelement entspricht (cf. Allgemeinen Theil). Flemming nimmt zur Erklärung dieser seiner Beobachtung an, dass außer im chromatischen Kerngerüst auch noch im Kernsaft Chromatin, d. i. Nuclein in diffuser Form enthalten sei. Ich theile diese Auffassung bezüglich der eben besprochenen Drüsenkerne durchaus und nehme an, dass zu gewissen Zeiten das Enchylema besonders nucleinhaltig ist.

Bei dieser Gelegenheit will ich daran erinnern, dass nach Carnoy im Enchylema sich wichtige Stoffwechselvorgänge abspielen.

Auch Flemming giebt besonders von Epithelkernen die Färbbarkeit des Kernsaftes an. Es scheint also eine bei Epithelkernen sehr verbreitete Erscheinung zu sein und steht vielleicht hier in vielen Fällen im Zusammenhang mit der starken Theilungsfähigkeit dieser Kerne (cf. oben das zweite Kapitel).

Diese variable Empfänglichkeit des Enchylemas für den grünen Farbstoff ist das eine Element, das die oben betonte Mannigfaltigkeit der Kernbilder in den Drüsenzellen der Malpighi'schen Gefäße von *Blatta* bedingt. Das zweite Moment (abgesehen von den Nucleolen, die erst im vierten Kapitel in Betracht kommen werden) liegt in den Nucleinkörpern wieder selbst, in so fern diese in den einzelnen Kernen in Größe, Form, Gefüge und Zahl sehr variiren. Meist sind sie aber wie in dem Anfangs beschriebenen Kern (Fig. 10) makrosomenartig groß und sehr locker gefügt. Bisweilen trifft man aber Kerne, die dicht erfüllt sind von Mikrosomen und Makrosomen fast ganz vermissen lassen (Fig. 23). Von dieser Kernform bis zu der ersteren kommen alle Übergänge vor (cf. Figg. 10—24). Es kehren also hier ähnliche Unterschiede wieder, wie wir sie schon früher, besonders bei den Ganglienzellen der Gastropoden, namentlich von *Pleurobranchus*, getroffen haben. Möglicherweise erfolgt auch bei den Kernen der Malpighi'schen Gefäße gleich wie bei den Ganglienzellen von *Pleurobranchus* ein Zerfall der Makrosomen in Mikrosomen (cf. Näheres im vierten Kapitel).

Genau denselben Bau wie die Kerne der Malpighi'schen Gefäße haben auch viele Epithelkerne des Darmkanals von *Blatta* (Fig. 25, Taf. XXXIX).

---

[1] Flemming, l. c.

d. Protozoen.

(Taf. XXXVIII, Figg. 22—30.)

Von den Protozoen habe ich die Infusorien und *Actinosphaerium* auf ihre Kernstruktur hin untersucht und zwischen beiden sehr weitgehende Unterschiede konstatiren können.

Was zunächst die **Infusorien** anbetrifft, so stellt Fig. 25 (Taf. XXXVIII) einen Kern von *Stentor* nach Sublimathärtung und Behandlung mit Jodgrünfuchsin dar. Er zeigt durchweg ein intensiv grünes Aussehen und setzt sich, wie man bei Anwendung von stärkerer Vergrößerung sich leicht, besonders auf Glycerinpräparaten, überzeugen kann, aus sehr dicht gelagerten Mikrosomen zusammen. Neben diesen treten noch einige größere nucleolenartig abgerundete Nucleinkörper auf, welche durch alle Übergänge mit den Mikrosomen verbunden sind. Eine zweite geformte Substanz im Sinne des Plastins habe ich nirgends unterscheiden können, wohl aber sieht man die Nucleinkörper bisweilen deutlich reihenweise angeordnet[1].

Paramaecium hat im Wesentlichen dieselbe Struktur des Kerns; auch hier (Fig. 22) besteht derselbe aus Mikrosomen, die wieder sehr eng bei einander liegen und öfter fädig aufgereiht sind. Er unterscheidet sich aber in so fern von demjenigen von *Stentor*, als die neben diesen Mikrosomen vorkommenden nucleolenartigen Nucleinkörper hier viel größer und zahlreicher sind.

Noch mehr nehmen nucleolenförmige Bildungen bei *Stylonychia* (Fig. 26) überhand. Untersucht man hier den mit Jodgrünfuchsin gefärbten Kern kurz nach erfolgter Differenzirung, d. h. wenn er noch intensiv grün gefärbt ist, so erscheint er nur aus grünen Nucleolen sehr verschiedener, theilweise aber sehr bedeutender Größe zusammengesetzt. Diese sind derartig eng gelagert, dass sich an solchen Präparaten über ihre Zwischensubstanz schwer etwas mit Sicherheit ermitteln lässt. Verblassen die Kerne etwas, und sind sie durch langes Liegen in Glycerin sehr durchsichtig geworden, so tritt auch hier die Zwischensubstanz der Nucleolen deutlich hervor und zeigt sich wieder genau wie bei *Stentor* und *Paramaecium* aus gleich grünen

[1] Die Kerne von *Stentor* fallen selbst bei oberflächlichem Zerzupfen der Thiere leicht heraus und lassen sich dann unter dem Deckglas bequem rollen, so dass man sie von allen Seiten studiren kann. Hierbei konnte ich in vielen Kernen bei bestimmter Lagerung derselben einen sehr großen kugeligen Nucleinkörper von nucleolenartigem Habitus unterscheiden, wie wir ähnliche gleich bei anderen Infusorien kennen lernen werden. Ob er allen Kernen zukommt, kann ich nicht genau angeben.

stellenweis fädig angeordneten Mikrosomen zusammengesetzt. Oft gewinnt es den Eindruck, als wenn die Mikrosomenfäden sich netzartig verbinden. Eine plastinartige Substanz ließ sich bei *Stylonychia* und *Paramaecium* eben so wenig wie bei *Stentor* nachweisen. Dennoch glaube ich, dass auch bei den Infusorienkernen eine solche existirt, wenn sie auch jedenfalls nur schwach entwickelt sein kann.

Dafür sprechen wenigstens die Strukturverhältnisse bei anderen Protozoen, besonders von **Actinosphaerium**, zu denen ich jetzt übergehen werde. Vorausschicken will ich, dass ich bei *Actinosphaerium* nur frei lebende Thiere, nicht aber encystirte Formen untersucht habe. Hier tritt nun nach Jodgrünfuchsinbehandlung überall in den Kernen (Figg. 27—30, Taf. XXXVIII) neben den Nucleinkörpern, die sich gleich denen der Infusorien intensiv grün tingiren, deutlich eine zweite farblose bis ganz schwach rosa aussehende Substanz auf von genau derselben Struktur, wie sie das Plastin der Ganglienzellkerne des Typus 1 von *Pleurobranchus* und der Eikerne vom Frosch aufweist, d. h. sie erscheint selbst bei starken Vergrößerungen feinkörnig oder andeutungsweise fädig strukturirt. Zweifelsohne haben wir es in ihr auch bei *Actinosphaerium* mit einem Plastingerüst zu thun. Dasselbe ist in den ruhenden Kernen (Figg. 27—29) besonders peripher, oft in breiter Schicht, entwickelt und hier meist ganz frei von Nucleinkörpern, welche die centralen Kernpartien einnehmen. Bei der Karyokinese, der man bei gewissen Exemplaren sehr häufig begegnet, setzt sich die »Spindel« aus diesem fast farblosen Plastingerüst zusammen, nur mit dem Unterschiede, dass das Plastin in der »Spindel« eine sehr ausgesprochene Faden- und Netzstruktur zeigt, wie Fig. 30, welche ein Endstadium der Karyokinese darstellt, demonstrirt. An den Knotenpunkten der Plastinfäden treten in der Spindel oft Verdickungen auf, die ich als Produkte dieses Plastinnetzes deuten möchte, da sie wesentlich denselben Ton wie das letztere zeigen. Im Inneren des Kerns koncentriren sich die Nucleinkörper und liegen hier oft so dicht, dass zwischen ihnen das Plastin nicht zur deutlichen Beobachtung kommt (Figg. 27, 28), sondern der centrale Theil, ähnlich wie bei Infusorien der ganze Kern, plastinfrei erscheint. In anderen Fällen sind die centralen Nucleinkörper aber lockerer gefügt, dann (Fig. 29) tritt überall zwischen ihnen auch hier das Plastingerüst deutlich hervor. Dasselbe erfüllt also zweifelsohne das ganze Innere der Kerne, genau wie bei den Ganglienzellen von *Pleurobranchus* und den Froscheiern, und wird nur stellenweise von den Nuclein-

körpern stark verdeckt. Wahrscheinlich liegen die Verhältnisse eben so bei den Infusorienkernen, d. h. haben auch diese, wie schon oben bemerkt, ein Plastingerüst, dass nur bei der dichten Lagerung der Nucleinkörper im ganzen Kerne nirgends zur scharfen Beobachtung gelangt.

Was die Nucleinkörper selbst anbetrifft, so liegt auch bezüglich ihrer ein wesentlicher Gegensatz zwischen den Kernen der Infusorien und von *Actinosphaerium* vor. Denn während bei jenen die größeren Nucleinkörper alle mehr oder weniger rundlich und scharf begrenzt, d. h. nucleolenartig sind, erscheinen sie hier bei *Actinosphaerium* in der Regel makrosomenförmig, d. h. als ganz formlose, unsicher umrissene Brocken von ungemein wechselnder Gestalt, Struktur und Größe (Figg. 27—29). Viele sehen ganz zackig aus, d. h. in einen oder mehrere verschieden lange Fortsätze ausgezogen, manche kommaförmig, andere klumpig etc. Bald erscheinen sie mehr oder weniger homogen, bald körnig, so dass man, wie bei den Makrosomen der Ganglienzellen (cf. oben p. 518 und p. 534 und z. B. Fig. 13 von Taf. XXXII) den Eindruck gewinnt, als wenn sie nur Konglomerate von Mikrosomen darstellten. Bisweilen treten deutlich grüne Fäden auf, welche wahrscheinlich ebenfalls durch eine Verschmelzung längs gestellter Nucleinkörper entstanden sind (Fig. 27). Im Umfang variiren die Makrosomen ebenfalls sehr bedeutend, einige übertreffen im Durchmesser noch die großen Nucleolenbildungen der Infusorien, mikrosomenartig kleine Nucleinkörper sind verhältnismäßig spärlicher. Auch in der Färbung der Nucleinkörper existiren Unterschiede, in so fern manche dunkelgrün, andere hellergrün aussehen. Die Chromosomen sich karyokinetisch theilender Kerne stellen kurze intensiv grün sich färbende Stäbchen dar (Fig. 30).

Manche Makrosomen sehen wie gefleckt aus, d. h. sie lassen in ihrem Inneren dunklere und hellere Partien unterscheiden (Fig. 29). Ich möchte glauben, dass dies mit der Entstehung der Makrosomen aus sich zusammenballenden Mikrosomen zusammenhängt und die hellen Stellen lediglich durch ein lockeres Gefüge der Mikrosomen bedingt werden. R. Hertwig giebt in seiner ganz ausgezeichneten Arbeit über die Actinosphärien[1] für diese Erscheinung eine andere Erklärung. Er nimmt nämlich neben den Nucleinkörpern und dem feinkörnig, resp. fädig-netzig erscheinenden Plastingerüst noch eine dritte Substanz an, welche er seinerseits als Plastin bezeichnet,

[1] R. Hertwig, Über Kerntheilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von *Actinosphaerium Eichhorni*. München 1898.

während er das von mir als Plastin unterschiedene Element achromatische Substanz nennt und für etwas wesentlich Anderes als meine Plastinsubstanz auffasst. HERTWIG hält nämlich sein Plastin für identisch der Masse der echten, d. h. bei Jodgrünfuchsin sich roth färbenden Nucleolen, die er Plastinnucleolen nennt, und glaubt, dass dieses Plastin ein Kittmittel sei, um die kleinsten Nucleinkörper, d. h. meine Mikrosomen zu größeren Brocken, d. h. meine Makrosomen (resp. Chromosomen) zusammenzukleben und erklärt das gefleckte Aussehen der letzteren in der Weise, dass an den hellen Stellen die Plastinsubstanz stärker entwickelt ist und das Nuclein mehr zurücktritt. Er giebt ferner an, dass auch in gewissen ruhenden Kernen die Plastinsubstanz sich central stärker ansammelt. Ich habe bei den freilebenden Thieren, die ich allein untersucht habe, nach Jodgrünfuchsinbehandlung im Kern eine den echten Nucleolen gleich roth sich färbende Substanz mit Sicherheit nicht unterscheiden können. CARNOY[1] hat bei den Eikernen der Amphibien ebenfalls eine Kittsubstanz zwischen den Nucleinkörpern in den oben beschriebenen Strängen, den Perlschnüren etc., d. h. den Auflösungsfiguren der Nucleolen (cf. unten das vierte Kapitel) beschrieben und sie hier im Gegensatz zu seinem i. e. meinem Plastingerüst als Globulin erkannt.

3. Zusammenfassung und Allgemeines.

Alle thierischen Kerne setzen sich aus Nucleinkörpern, aus einem Plastingerüst und aus einem die Maschen des letzteren erfüllenden strukturlosen, mehr oder weniger flüssigen Enchylema zusammen. Diese drei Kernelemente treten in sehr wechselnder Form und Menge und zwar nicht nur in den verschiedenen Geweben, sondern oft bei einer und derselben Kernart auf.

Die **Nucleinkörper**, welche bald phosphorreicher, bald phosphorärmer sind und sich dementsprechend durch Jodgrünfuchsin im ersteren Falle rein grün, im letzteren Falle hellviolett (bisweilen schwach röthlich) färben (cf. das zweite Kapitel) sind entweder granulaartig klein: Mikrosomen, oder größer: Makrosomen. Die Makrosomen, welche meist eckig, sehr vielgestaltig und nur unbestimmt begrenzt sind, erscheinen theils mehr oder weniger homogen, theils deutlich gekörnt und stellen in vielen Fällen nur Konglomerate von Mikrosomen dar (cf. z. B. die multinucleolären Ganglienzellen Taf. XXXII,

[1] CARNOY, l. c.

Figg. 11—14). Mikrosomen und Makrosomen stehen oft genetisch in engem Zusammenhang, in so fern die Makrosomen nicht nur durch Zusammenballen der Mikrosomen entstehen, sondern auch zu gewissen Zeiten wieder in die letzteren zerfallen können, wie besonders bei den multinucleolären Ganglienzellen leicht zu verfolgen ist. (Die Makrosomen stehen also zu den Mikrosomen in demselben Verhältnis, wie die Nucleolen resp. Nebennucleolen gewisser Kerne, cf. das vierte Kapitel und die Schlussergebnisse.)

Das **Plastingerüst** zeigt sich ebenfalls in doppelter Form: entweder (1. Modifikation) stellt es durch den ganzen Kern ein ganz gleichmäßiges und sehr enges Netzwerk dar, das oft derartig dicht gefügt ist, dass es auf Schnitten, selbst bei starken Vergrößerungen, nur gekörnt aussieht; in diesem Falle sind die Nucleinkörper genau wie die Nucleolen ganz regellos einzeln dem Plastingerüst eingelagert, z. B. bei den uni- und multinucleolären Eiern (Figg. 3—12, Taf. XXXVIII, Fig. 1 *B*, Taf. XXXV) und bei den multinucleolären Ganglienzellen des Typus 1 (die Nucleinkörper sind meist makrosomenartig groß Figg. 11—14, Taf. XXXII), — oder (2. Modifikation) das Plastingerüst besteht aus einem sehr verschieden gestalteten, meist aber weiteren Netzwerk, in welchem die einzelnen Fäden oft auf lange Strecken deutlich zu verfolgen sind; dann liegen die (meist nur kleinen) Nucleinkörper den Plastinfäden in Längsreihen auf, oft so eng, dass die Nucleinkörper einzeln nicht mehr zu unterscheiden sind, d. h. der Kern zeigt ein deutliches chromatisches Kernnetz im Sinne Flemming's und seiner Anhänger, z. B. bei den multinucleolären Ganglienzellen des Typus 2 (Fig. 15, Taf. XXXII), bei vielen uninucleolären Ganglienzellen (Fig. 3, Taf. XXXIII), bei manchen Drüsenzellen (Figg. 32—35, Taf. XXXVIII). In vielen Fällen entspricht dieses Plastingerüst zum großen Theil den von den Autoren als Kernsaft gedeuteten Partien des Kerns. Besonders gilt dies von der 1. Modifikation (cf. z. B. Figg. 11, 14, Taf. XXXII, Figg. 2—12, Taf. XXXVIII); doch auch bei der 2. Modifikation werden die verschieden weiten Maschen des chromatischen Netzes oft von ganz nucleinfreien Plastinfäden erfüllt (cf. z. B. Fig. 3, 4, Taf. XXXIII und Fig. 34, Taf. XXXVIII). Manche Kerne zeigen stets nur die 1. Modifikation des Plastingerüstes z. B. die Eikerne. Bei vielen Kernen kommen beide Modifikationen neben einander vor. Oft, z. B. bei den multinucleolären Ganglienzellen, herrscht die 1. Modifikation vor, und nur in gewissen Kernen (Typus 2) tritt die 2. Modifikation, und zwar sehr

deutlich zur Beobachtung. Wahrscheinlich stellt diese 2. Modifikation dann einen bestimmten physiologischen Zustand dar, der etwa ähnlich wie die ersten Stadien der Karyokinese durch eine reihenweise Anordnung der Nucleinkörper charakterisirt ist. Bei manchen Kernen, besonders bei den Drüsen- und Epithelzellen, kommt vorwiegend die 2. Modifikation vor. Gleichzeitig tritt dann in diesen Kernen das Plastingerüst nicht selten nur in einer minimalen, kaum nachweisbaren Spur auf.

Das **Enchylema** kommt bei starker Entwicklung des Plastingerüstes, d. h. in der Mehrzahl der Kerne, nur undeutlich zur Beobachtung. Bei manchen der eben erwähnten durch sehr geringe Plastinentwicklung ausgezeichneten Kerne (Drüsenkerne, Epithelkerne), sind oft auch die Nucleinkörper verhältnismäßig nur spärlich und dann sehr locker gefügt. Hier tritt das Enchylema als eine strukturlose, aber deutlich und zwar in sehr verschiedenem Grade färbbare Zwischensubstanz der Nucleinkörper zur Beobachtung (cf. z. B. Figg. 10—25, Taf. XXXIX). Da es sich stets ähnlich grün wie die Nucleinkörper färbt, so enthält es offenbar gleich diesen auch Nuclein und zwar phosphorreiches, entweder gelöst oder in diffuser Form.

Im Wesentlichen haben also meine Untersuchungen die Auffassung Carnoy's[1] vom Kernbau bestätigt (cf. die Einleitung des dritten Kapitels und unten das vierte Kapitel). Unrecht hat aber Carnoy, wenn er das Vorkommen chromatischer Netze im Sinne Flemming's ohne Weiteres leugnet. Bei den multinucleolären Eiern der niederen Wirbelthiere, die Carnoy ausschließlich untersucht hat, fehlen sie allerdings vollkommen. Eben so zweifellos kommen sie aber in bestimmten Kernen vor (2. Plastin-Modifikation), stellen aber in manchen Fällen wahrscheinlich nur einen vorübergehenden Kernzustand dar. Jedenfalls gehören die chromatischen Netze nicht zur Fundamentalstruktur des Kerns.

Im Grunde zu derselben Auffassung, wie ich sie vertrete, ist besonders Heidenhain[2] (cf. oben die Einleitung) neuerdings gekommen, in so fern er gegenüber einer von ihm früher vertretenen Meinung betont, dass die Kernmikrosomen durchaus nicht immer reihenweise angeordnet sind, sondern z. B. in den Chromatinklumpen der Leukocytenkerne ganz regellos durch einander liegen,

[1] Carnoy, l. c.
[2] M. Heidenhain, l. c.

stets vollkommen von einander getrennt sind und durchaus selbständige Kügelchen darstellen, welche einem fädig strukturirten Linin eingelagert sind.

Dagegen habe ich nur in einem einzigen Falle Kernelemente getroffen, welche an das Oxychromatin Heidenhain's erinnern. Heidenhain's eingehendste Beobachtungen beziehen sich namentlich auf die Leukocytenkerne, die, wie wir aus dem zweiten Kapitel wissen, sehr phosphorreiche, d. h. bei Jodgrünfuchsin sich grün färbende Nucleinkörper enthalten. Heidenhain konnte nun in den Leukocytenkernen neben den grünen Nucleinkörpern, die seinem Basichromatin entsprechen (cf. oben die Einleitung des dritten Kapitels) noch eine erythrophile, d. h. sich durch rothblaue Farbstoffgemische roth tingirende Körnelung unterscheiden, die er Oxychromatin nennt und unter Berücksichtigung der Malfatti'schen Beobachtungen (cf. oben das zweite Kapitel p. 502) gleichfalls für Nucleinkörper, aber phosphorärmere erklärt. Ähnliche Verhältnisse konnte ich bei den Speicheldrüsen von *Saturnia* in vielen Kernen konstatiren. Auch hier treten, wie im nächsten Kapitel aber erst weiter ausgeführt werden wird, neben den intensiv grünen Mikrosomen gleich kleine Körnchen von eben so ausgesprochen rother Färbung nach Jodgrünfuchsinbehandlung in großer Menge auf. Heidenhain schreibt bezüglich der Leukocytenkerne: »Bei den Kernen der großen sessilen Leukocyten, welche ich genauer studirt habe, zeigt sich nun oft, dass die Kügelchen der beiderlei chromatischen Substanzen in einem und demselben Balkenblättchen oder -klumpen der Gerüste bunt durch einander gewürfelt sind. Es ist dies ein sehr zierlicher und überraschender Anblick in demselben Kernstrange rein rubinroth und rein smaragdgrün gefärbte Kügelchen in wechselnden Anordnungen vereinigt zu sehen etc.« Diese Schilderung stimmt genau auch für viele Spinndrüsenkerne von *Saturnia* (cf. Fig. 2 auf Taf. XXXIX). Auf der anderen Seite besteht aber der große Unterschied zwischen den Heidenhain'schen Leukocytenkernen und meinen *Saturnia*-Kernen darin, dass 1) neben den durch viele rothe »Oxychromatinkörnchen« ausgezeichneten Kernen andere, und oft zwar direkt benachbart auf demselben Schnitt, auftreten, welche keine Spur von Oxychromatin, sondern nur Basichromatin, d. h. ausschließlich grüne Mikrosomen enthalten, während Heidenhain für alle Kerne gleichmäßig die Doppelfärbbarkeit des Chromatins, d. h. Basi- und Oxychromatin annimmt. 2) Dass die rothen Oxychromatinkörnchen durch alle Übergänge mit viel größeren gleich roth gefärbten Kugeln verbunden sind, die unzweifelhaft als

Nucleolen angesprochen werden müssen. Es ist daher noch fraglich, ob in den *Saturnia*-Kernen wirklich die rothen Körnchen dem Oxychromatin HEIDENHAIN's entsprechende Bildungen darstellen (cf. das vierte Kapitel). Bei allen übrigen von mir genauer untersuchten durch phosphorreiche Nucleinkörper ausgezeichneten Kernen, z. B. der multinucleolären Ganglienzellen der Gastropoden (cf. Figg. 1—5 der Taf. XXXII), der MALPIGHI'schen Gefäße und des Darmepithels von Blatta (cf. Figg. 10—25 der Taf. XXXIX) kommen solche rothe Oxychromatinkörnchen neben den grünen Nucleinkörpern nach Behandlung mit Jodgrünfuchsin bestimmt nicht vor, sondern nur noch roth sich färbende echte Nucleolen. Da ferner, wie eben bemerkt und weiter unten im vierten Kapitel ausführlicher beschrieben werden wird, selbst bei den Spinndrüsen von *Saturnia* viel Kerne ausschließlich von grünen Nucleinkörpern erfüllt sind, so hat offenbar das HEIDENHAIN'sche Oxychromatin nur eine beschränkte Verbreitung und stellt möglicherweise nur einen physiologischen Zustand bestimmter Kerne dar (cf. das vierte Kapitel und den Anhang p. 674).

In vielen Kernen sind, wie wir in diesem Kapitel und besonders im ersten Kapitel gesehen haben, die Nucleinkörper phosphorärmer und färben sich durch Jodgrünfuchsin mehr oder weniger violett. Diese phosphorärmeren Nucleinkörper zeigen öfter, wie ich besonders bei den uninucleolären Ganglienzellen der Wirbelthiere verfolgen konnte, feine Nuancen in der Färbung, die ich ebenfalls durch einen schwankenden Phosphorgehalt erklären möchte: Nicht nur dass die Violettfärbung in der Intensität oft schwankt, kommen bisweilen auch neben reinvioletten Nucleinkörpern solche vor, die einen schwachen Anflug von rosa haben. Im Grunde liegen also auch hier ähnliche Verhältnisse vor, wie sie HEIDENHAIN bei den Leukocytenkernen beobachtet hat. Bei den phosphorarmen Eikernen, besonders den multinucleolären, weisen die Nucleinkörper aber meist einen sehr gleichmäßigen, hell- bis rosavioletten, Farbenton auf.

Da das Plastingerüst oft, wie oben ausgeführt, selbst bei stärkerer Vergrößerung nur als helle Körnelung erscheint und offenbar stark quellungsfähig ist, wie uns die oben beschriebenen mit Kochsalz nachbehandelten Methylenblaupräparate und die Osmiumsäurekerne gezeigt haben (cf. p. 524 ff.), so könnte man vielleicht geneigt sein, das REINKE'sche Ödematin (cf. die Einleitung des dritten Kapitels) in meinem Plastin wieder zu erkennen. Mein Enchylema müsste dann dem Linin REINKE's entsprechen, meine Nucleinkörper dem (Oxy- und Basi-) Chromatin REINKE's gleichgesetzt werden. Die

Kernbilder würden sich dann ziemlich genau decken. Dem widerspricht aber 1) dass nach Reinke die Ödematinkörner gröber sind als die Chromatinkörner, d. h. meine Nucleinkörper, was aber für die Plastinkörnelung selbst in Bezug auf die Mikrosomen nicht stimmen würde; 2) dass das Ödematin von Reinke bei den Eiern fehlen soll. In den Eiern tritt das Plastingerüst aber oft gerade besonders stark entwickelt auf.

Heidenhain[1] hat mit Benutzung des Reinke'schen Kernschemas folgende Auffassung der verschiedenen Kernstrukturen ausgesprochen: »Es kommen nun Kerne vor, welche keinerlei Struktur im engeren Sinne zeigen (keine Faden-, Netz- oder Wabenstrukturen), welche lediglich vollgestopft sind mit Basi- und Oxychromatinkügelchen, zwischen denen dann noch eine geringe Menge Linin vorhanden sein mag. Solche Kerne sind u. A. die Kerne der kleinsten Leukocytenformen. Es scheint mir, dass man von hier seinen Ausgang nehmen muss, denn es kommen nun zweitens Kerne vor, welche dem Waldeyer-Reinke'schen Typus wenigstens in den wesentlichsten Zügen entsprechen; bei diesen sind inzwischen rundliche, in meinen Präparaten unfärbbare, also meist durchscheinende (vacuolenartige?) Lücken in der Grundmasse des Kerns aufgetreten. Diese rundlichen Lücken oder Maschen sind größer als die Basi- und Oxychromatingranula und sie werden wohl die Ödematingranula von Reinke enthalten. Ich fasse danach die Sache in formaler Beziehung so auf, als ob in dem aus einer gleichartigen Grundmasse (Linin) mit darin eingestreuten Granulis (Chromatingranula) bestehenden Kerne Ödematinvacuolen aufgetreten wären. Die sichtbare chromatische Struktur des Kerns würde demnach zunächst nur der optische Durchschnitt eines vollkommenen Wabensystems sein. Kerne, die dieser Schilderung entsprechen, fand ich (nach Härtung in Salicylalkohol) im Darmepithel des Frosches, und zwar in jenen Epithelzellen, welche in der Tiefe der Schleimhautfalten sitzen. Die überaus dichten anscheinenden Gerüst- und Netzbälkchen dieser Kerne waren durchaus so angeordnet, als ob sie Interglobularräumen entsprächen. Denn die Konturen dieser Bälkchen waren überall mit hohen kugelartigen Ausschnitten versehen. Die zugehörigen Globuli oder Granula können

[1] M. Heidenhain, Über die Centralkapseln und Pseudochromosomen in den Samenzellen von *Proteus*, sowie über ihr Verhältnis zu den Idiozomen, Chondromiten und Archoplasmaschleifen. Nebst einem Anhang: Orientirungstabelle über die wabigen, fädigen und membranösen Differenzirungen des Zellkörpers. Anat. Anz. 1900.

nicht gut etwas Anderes gewesen sein als die REINKE'schen Ödematinkörner, deren Vorkommen ja auch G. SCHLATER bestätigt hat. Danach wären die chromatischen Netze in diesem Falle eine Sekundärstruktur (entstanden durch passive Pressung). Bin ich nun sehr geneigt, bis hierher der WALDEYER-REINKE'schen Darstellung zu folgen, so muss ich daneben doch noch aufrecht erhalten, dass viele Kernformen vorkommen, welche echte Kerngerüste haben. Und diese entstehen dann mit Wahrscheinlichkeit dadurch, dass die halbflüssige Ödematinsubstanz in einander fließt, so dass tertiäre Strang- und Faserwerke bestehen bleiben. Diese würden ihrer Genese nach aus einer Grundsubstanz: Linin und in dasselbe eingestreuten Chromatingranulis bestehen, wobei, wie ich früher zeigte, die basichromatischen Granula wesentlich in den gröberen, die oxychromatischen Granula wesentlich in den feineren Theilen des Kerngerüstes suspendirt sind. Dies ist der Grund dafür, dass von den Autoren meist nur die groben Theile der Kerngerüste gefärbt werden, da nämlich Safranin, Gentianaviolett und andere basische Anilinfarben, sowie das im Wesentlichen gleichwirkende Hämatoxylin in Aller Hände sind, während sich nur sehr Wenige entschließen, auch saure Anilinfarben, sogen. Protoplasmafarben, auf den Kern in rationeller Weise einwirken zu lassen.«

Hierzu will ich bemerken, dass ich am Anfange meiner Untersuchung lange Zeit eine etwa ähnliche Anschauung über die verschiedenen Kernarten vertreten habe. Ich glaubte, dass die Kerne primär nur aus Nucleinkörpern und einer homogenen, plastinartigen, schwer färbbaren Zwischensubstanz bestünden — ich rechnete hierher die von Nucleinkörpern vollgestopften, d. h. scheinbar nur körnig strukturirten Kerne, z. B. des Typus *A* bei den Ganglienzellen der Wirbelthiere (cf. Fig. 7, Taf. XXXIII, Fig. 5, Taf. XXXIV), der Spinndrüsen von *Saturnia* (cf. Figg. 1—9, Taf. XXXIX) etc., bei denen sich das Plastingerüst sehr schwer nachweisen lässt, — dass sekundär aber eine Vacuolisirung dieser Kerne eintritt, in Folge deren die homogene Plastingrundsubstanz nur noch als schwache Scheidewände von Vacuolen erhalten bleibt, die auf Schnitten als helle Fäden im Sinne des Linins der Autoren erscheinen — so erklärte ich die Ganglienzellen des Typus *B* der Wirbelthiere (cf. Figg. 3, 4, Taf. XXXIII) und des Typus 2 von *Pleurobranchus* (Fig. 15, Taf. XXXII), ferner die Kerne von *Phronima* (cf. Figg. 32—35 von Taf. XXXVIII). Diese Auffassung schien auch im schönsten Einklang mit anderen Beobachtungen zu stehen. So hatte eine ganz ähnliche Meinung

schon vorher AUERBACH vertreten, indem er schreibt[1]: »Die von den Autoren so vielfach beschriebenen und auch wirklich hier und da zu treffenden intranucleären Fadennetze gehören nicht zur Fundamentalstruktur der ruhenden Zellkerne, sondern sind unbeständige und accidentielle durch Umformung der Grundstruktur entstehende Bildungen, die freilich theilweise schon im Leben sich einfinden, aber auch da, wo dies nicht der Fall ist, außerhalb des Körpers durch verschiedene Behandlungsweisen mit Sicherheit herbeizuführen sind. Im normalen ruhenden Zustande ist entsprechend der in einer früheren Periode der Wissenschaft herrschend gewesenen richtigeren Ansicht der Bau des Inneren des Zellkerns der, dass in einer Grundsubstanz, die in frischem Zustande homophan, im gehärteten auch mit den besten Linsen höchstens feinkörnig erscheint, größere, scharf begrenzte, isolirte stärker lichtbrechende und stärker färbbare Körperchen, Nucleoli, von wechselnder, aber für die verschiedenen Zellarten und hier speciell typischer Anzahl eingebettet sind.« Ferner sprachen dafür die Angaben SCHAUDINN's[2] über die Entwicklung gewisser Foraminiferenkerne; er konnte verfolgen, dass die Kerne primär stets vollständig homogen sind und erst sekundär in der weiteren Entwicklung ein vacuoläres, optisch als Netzwerk erscheinendes Gerüstwerk zur Differenzirung bringen.

Bei Erweiterung und Vertiefung meiner diesbezüglichen Studien erwies sich aber diese Auffassung als unhaltbar und wurde ich zu der oben vertretenen Anschauung gedrängt.

Was die physiologische Bedeutung der verschiedenen Kernelemente betrifft, so möchte ich mich nach mancher Richtung zu einer ähnlichen Auffassung bekennen wie sie CRATO für den Zellleib ausgesprochen hat.

Der Zellleib baut sich nach CRATO[3] im Wesentlichen ganz gleich auf wie die Kerne nach meinen Beobachtungen. CRATO unterscheidet im Zellleib im Anschluss an die BÜTSCHLI'sche Theorie 1) ein Plastingerüst, das er als wabig hinstellt, 2) eine von diesem umschlossene Flüssigkeit im Sinne des Enchylema BÜTSCHLI's und 3) sogenannte Physoden. Er lässt sich über diese drei Kernelemente folgendermaßen aus p. 411: »Die Wände, die zarten Lamellen, die die einzelnen Waben

[1] AUERBACH, Zur Kenntnis der thierischen Zellen. l. c. p. 4, 5.

[2] SCHAUDINN, Untersuchungen an Foraminiferen. I. Diese Zeitschr. 1895. Bd. LIX.

[3] CRATO, Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Elementarorganismus. COHN's Beiträge zur Biologie der Pfl. Bd. VII. 1896.

von einander trennen, sind für den Elementarorganismus von allergrößter Bedeutung, indem sie nicht nur der gesammten Zelle als Grundlage, den einzelnen Organen als Stütze dienen, sondern weil sie auch aus der wichtigsten Substanz alles Organisirten, aus dem lebensthätigen Plastin, bestehen.« Ferner p. 522: »Die Protoplasmabewegung ist stets ein mehr oder weniger schnelles Verschieben der einzelnen Lamellen des Plastingerüstes.« Die Physoden charakterisirt CRATO mit folgenden Worten p. 40: »Unter Physoden verstehe ich bläschenartige Gebilde, die mit den Lamellen in innigster Beziehung stehen, gewissermaßen die ausführenden Organe des Plastins, welch' letzteres durch das Lamellensystem repräsentirt wird, darstellen. Der Inhalt dieser Bläschen besteht aus sehr reaktionsfähigen, bereits individualisirten Substanzen, denen ein freies Bewegungsvermögen innerhalb der Lamellen zukommt. Nicht nur als Transporteure für plastische Baustoffe und als Speicherungsorte für individualisirte Substanz sind die Physoden anzusehen, sondern als wichtige chemische Werkstätten und vornehmlich als Athmungsorgane der Zellen. Zu den Physoden gehören der bei Weitem größte Theil der als Mikrosomen resp. Körner des Protoplasmas bezeichneten Gebilde.«

Dass die Kerne einer Eigenbewegung fähig sind, dafür liegen viele unzweifelhafte Beläge vor[1]. Diese Bewegungen sind nun wahrscheinlich auch im Kern an das Plastingerüst gebunden, wie man dies ja bei der Karyokinese an den aus dem Plastingerüst hervorgehenden Spindelfasern beobachtet hat. Bezüglich der Nucleinkörper glaube ich, dass auch sie wahrscheinlich ebenfalls einer selbständigen Bewegung fähig sind, wenn auch nur in dem beschränkten Sinne, wie es CRATO von den ihnen entsprechenden Physoden des

---

[1] Kernbewegungen werden für die verschiedensten Zellen angegeben: Für die Eier u. A. von BRANDT (Über das Ei und seine Bildungsstätte. 1878), KORSCHELT (Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrb. IV), STUHLMANN (Die Reifung des Arthropodeneies. Ber. Naturforsch. Gesellsch. Freiburg 1886), BRASS (Biologische Studien. 1883); für verschiedene Gewebszellen u. A. von KORSCHELT (l. c.: Drüsenzellen), KLEIN (Quart. Journ. Micr. Sc. 1879 und Centralbl. für med. Wissenschaft. 1879: Drüsenzellen), STRICKER (Sitzungsber. K. Akad. Wiss. Wien 1877: Blutzellen), FROMMANN (Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. 1884: Blutzellen), UNGER (Med. Jahrb. Wien 1878: Epithelzellen), PEREMESCHKO (Arch. f. mikr. Anat. 1879: Epithelien); für die ersten Furchungskerne und überhaupt Kerne junger Entwicklungsstadien u. A. von WEISMANN (Festgabe für HENLE, Bonn 1882), BÜTSCHLI (Nova Acta Acad. Leop. Carl. 1873), O. HERTWIG (Morph. Jahrb. 1876, 1877). Meist werden die Bewegungen der Kerne direkt als amöboide bezeichnet und angegeben, dass der Kern Fortsätze aussendet und wieder einzieht.

Zellleibes annimmt; zu Gunsten dieser Auffassung spricht die Thatsache, dass die Nucleolen, welche, wie wir im vierten Kapitel sehen werden, aus den Nucleinkörpern hervorgehen, zweifelsohne wandern können, worauf ich im vierten Kapitel ebenfalls noch zurückkomme. In ihrer Thätigkeit stehen die Nucleinkörper wahrscheinlich den CRATO'schen Physoden des Zellleibes ebenfalls nahe, wenn auch die chemischen Processe, die sich in ihnen abspielen, in Folge ihrer ganz verschiedenen chemischen Zusammensetzung andere sein werden, als in den Physoden des Zellleibes, in so fern sie mehr oder weniger phosphorreiche Nucleine enthalten, die den Zellleibphysoden abgehen. Ferner unterscheiden sich von den letzteren die Nucleinkörper noch in dem wichtigen Punkte, dass sie bei der Zellvermehrung nachgewiesenermaßen eine hervorragende Rolle spielen (cf. noch die Schlussergebnisse).

Was das Enchylema anbelangt, so möchte ich dagegen nicht den Standpunkt CRATO's vertreten, der in ihm eine bedeutungslose Flüssigkeit erblickt, sondern namentlich auf Grund meiner Untersuchung der enchylemareichen Drüsenkerne mich eher CARNOY anschließen, der in das Enchylema ebenfalls wichtige Stoffwechselvorgänge verlegt.

Zum Schluss will ich noch einmal betonen, dass Sublimat ein hervorragendes Kernfixirungsmittel ist, wie aus einem Vergleich mit den lebensfrischen Objekten konstatirt werden konnte, dagegen Osmiumsäurepräparate nur mit sehr großer Vorsicht zu verwerthen sind, da auf diesen gerade die wichtigsten Kernelemente, die Nucleinkörper, sich fast ganz der Beobachtung entziehen. Die Granulationen, die hier den Kern erfüllen, gehören dem Plastingerüst an, wie ich oben sehr ausführlich dargelegt habe (cf. p. 525 ff.).

IV. Nucleolen.

1. Historisches.

Die Ansichten der Autoren über das Wesen und die Bedeutung der Nucleolen gehen weit aus einander. FLEMMING[1] betrachtet die Nucleolen für besondere Reproduktions- und Ansammlungsstellen des Chromatins, die aber häufig anders reagiren als letzteres und daher mit diesem nicht identisch sind, sondern eine chemische Modifikation, Vorstufe oder Doppelverbindung desselben darstellen. Er betont ferner, dass unter den Nucleolen stoffliche Differenzen bestehen und

[1] FLEMMING, l. c.

in vielen Kernen gleichzeitig zwei in ihrem Verhalten sehr verschiedene Nucleolenarten auftreten, nämlich ein großer Hauptnucleolus und viele kleine Nebennucleolen.

Sehr verbreitet ist die Auffassung (RHUMBLER[1], KORSCHELT[2], SCHWARZ[3], BRASS[4], PFITZNER[5] u. A.), dass die Nucleolen Anhäufungen von Stoffen darstellen, die später im Kern (oder auch außerhalb desselben) anderweitige Verwendung finden. So behauptet RHUMBLER[6] besonders für die Nucleolen der Protozoen und Eier, welche er als einheitliche Bildungen ansieht, dass sie keine morphologisch strukturirten Gebilde seien, sondern Reservestoffe darstellten, welche eben so wie die Dotterplättchen des Eies bei dessen Wachsthum bei der weiteren Ausbildung des Kerns verbraucht würden (cf. Weiteres unten p. 667).

Dem gegenüber wird von anderer Seite der Standpunkt vertreten, dass die Nucleolen in gleicher Weise wie der Kern als ein Organ der Zelle angesehen werden müssen, so besonders von LEYDIG[7], der in den Nucleolen hoch organisirte lebendige Bildungen erblickt.

Zu einer ähnlichen Anschauung, wenigstens für einen Theil der Nucleolen, bekennt sich HÄCKER[8]. Er macht speciell für die Eier einen großen Unterschied zwischen dem Hauptnucleolus und den Nebennucleolen FLEMMING's. Als den Nebennucleolen vollständig entsprechende Bildungen nimmt er aber auch sämmtliche Nucleolen der Eier der niederen Wirbelthiere, Fische, Amphibien an[9]. Bezüg-

---

[1] RHUMBLER, Über Entstehung und Bedeutung der in den Kernen vieler Protozoen und im Keimbläschen von Metazoen vorkommenden Binnenkörper etc. Diese Zeitschr. Bd. LVI. 1893.

[2] KORSCHELT, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. SPENGEL's Jahrb. IV, 1. 1891.

[3] SCHWARZ, Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas. Breslau 1887.

[4] BRASS, Biologische Studien. Die Organisation der thierischen Zelle. Halle 1883.

[5] PFITZNER, a) Zur morphologischen Bedeutung des Zellkerns. Morphol. Jahrb. Bd. XI. 1886. — b) Beiträge zur Lehre vom Bau des Zellkerns und seinen Theilungserscheinungen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXII. 1883.

[6] RHUMBLER, l. c.

[7] LEYDIG, Über das unbefruchtete Ei etc. SPENGEL's Zool. Jahrb. III. 1889.

[8] HÄCKER, Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. I. II. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLI, XLII. Jahrg. 1893.

[9] HÄCKER unterscheidet bei den Keimbläschen der verschiedenen Thiere folgende drei Typen: 1) den Lamellibranchiatentypus: der Hauptnucleolus besteht aus zwei Substanzen, d. h. aus Haupt- und Nebennucleolarsubstanz; das sind die zweitheiligen Nucleolen der Autoren, cf. unten p. 641, 2) den Echinodermen-

lich der letzteren vertritt er einen ganz ähnlichen Standpunkt wie RHUMBLER, KORSCHELT etc., d. h. er hält sie für unorganisirte Stoffwechselprodukte, die in der chromatischen Substanz als Abspaltungsprodukte entstehen und sich später auflösen, um in den Kern oder Zellleib zu diffundiren und so wahrscheinlich ein Enzym zu bilden, das die Veränderungen und Leistungen der Zellsubstanz auslöst. Eine ganz andere Ansicht hat HÄCKER aber von den Hauptnucleolen und zwar namentlich auf Grund seiner Untersuchungen der Echinodermeneier. Hier fand er nämlich die Nucleolen entweder ganz homogen oder mit Vacuolen von sehr wechselnder Zahl, Größe und Anordnung erfüllt, und konnte am lebendigen Objekt beobachten, dass diese Vacuolen ganz periodisch entstehen und vergehen; im Speciellen sah er, wie aus kleineren Vacuolen, die zuerst sich zeigten, durch Zusammenfließen eine große Hauptvacuole entstand, die zur Zeit ihrer stärksten Ausbildung vom Centrum des Nucleolus an die Peripherie rückte und dann ihren Inhalt nach außen ergoss, entweder in den Kern oder direkt in den Protoplasmaleib. Für letztere Annahme sprach die Beobachtung, dass die Kernmembran an der Stelle des Hauptnucleolus während der Systole oft sich eingebuchtet zeigte. Welchen Werth die in den Zellleib diffundirende Vacuolenflüssigkeit für das Leben der Zelle hat, lässt HÄCKER unbestimmt, doch spricht er auf Grund gewisser Beobachtungen bei den Daphniden die Vermuthung aus »dass in secernirenden Zellen die Vacuolenflüssigkeit vielleicht in der Art eines Enzyms wirksam ist, welches die Zellsubstanz in bestimmter Weise verändert«, d. h. er schreibt ihr also im Grunde eine ähnliche Bedeutung zu, wie den Nebennucleolen[1].

---

typus: neben einem großen indifferenten Hauptnucleolus treten kleine Nebennucleolen auf, 3) den Vertebratentypus: das Keimbläschen ist multinucleolär, alle Nucleolen sind hier Nebennucleolen.

[1] Cf. noch Weiteres über die HÄCKER'sche Auffassung unten p. 598 ff. Über das Verhältnis des Hauptnucleolus zu den Nebennucleolen spricht sich HÄCKER noch in folgender Weise aus (p. 290): »Bei vielen Formen, z. B. bei den Echinodermen, tritt an Stelle zahlreicher Nebennucleolen ein einziger formbeständiger Hauptnucleolus in vikariirender Weise auf. Es liegt daher nahe denselben als ein Organ zu betrachten, welches die bei der Umlagerung des Chromatin sich bildenden Spaltprodukte in sich aufnimmt, umsetzt oder verdichtet, dass also der Hauptnucleolus bei den Stoffwechselerscheinungen des Chromatins und damit des Kerns und der Zelle überhaupt eine bedeutsame Rolle spielt«, und p. 294: »Einer der Nebennucleolen kann sich zu einem Hauptnucleolus differenziren und nimmt dann als solcher die gesammte von Chromatin abgespaltene Flüssigkeit in sich auf. Der physiologische Vorgang ist dann ein komplicirterer, indem sich die Spaltprodukte innerhalb des nucleolären Plasmas

Ganz ähnliche Beobachtungen wie Häcker hat Balbiani[1] schon vor Jahren veröffentlicht[2].

Auch O. Hertwig verzeichnet entsprechende Befunde[3].

---

abermals spalten; einer der sekundären Spaltprodukte stellt nach Obigem die Substanz des Nucleolus dar, der andere wird in flüssiger Form in den Rindenvacuolen abgeschieden. Das in letzteren sich ansammelnde Exkret wird von der im Laufe des Kernwachsthums langsam sich vergrößernden Centralvacuole aufgenommen.«

[1] Balbiani, Sur les mouvements qui se manifestent dans la tache germinative chez quelques animaux (Lu à la Société de biologie dans une des séances du mois de février 1864). Gazette médicale de Paris. 36. Jahrg. 3. Serie. XX. Bd. 1865.

[2] Die Balbiani'sche Arbeit ist mir nicht zugänglich gewesen. Häcker giebt die Schilderung Balbiani's sehr ausführlich wieder, indem er schreibt (l. c. p. 295): »Nach Balbiani stellt der Keimfleck der Eizelle von *Phalangium opilio* ein schaumiges, von zahlreichen Vacuolen durchsetztes Gebilde dar. Von diesen Vacuolen dringen einige mehr oder weniger über die Oberfläche des Nucleolus hervor, indem sie sich in Gestalt eines Bläschens über die äußerste Schicht der Nucleolarsubstanz erheben. Wenn man eins dieser Bläschen länger beobachtet, so sieht man dasselbe allmählich wachsen, während die Oberflächensubstanz, welche seine Wandung bildet, sich unter gleichzeitiger Dickenabnahme mehr und mehr vorwölbt. Dann sieht man die Wandung plötzlich platzen und ihre Ränder ziehen sich gegen die Basis des dahinter befindlichen Bläschens zurück, welch letzteres sich zu einer kleinen becherförmigen Vertiefung umgebildet hat. Nach und nach verschwindet dann diese Vertiefung, indem sich ihr Grund allmählich gegen die Oberfläche des Keimflecks emporhebt. Während sich diese Vorgänge abspielen, schwillt ein benachbartes oder mehr oder weniger entfernteres Bläschen in gleicher Weise an und erfährt dasselbe Schicksal. Während so alle peripheren Bläschen der Reihe nach verschwinden, haben sich die sehr kleinen in der Tiefe des Keimfleckes gelegenen Vacuolen vergrößert und der Oberfläche des Keimfleckes genähert, um hier zu neuen Bläschen heranzuwachsen, die sich in der geschilderten Weise verhalten...........« »Die gleichen Verhältnisse finden sich nach Balbiani bei den meisten Spinnen und auch im Inneren eines Keimfleckes eines Myriapoden (*Geophilus*) bemerkt man häufig eine oder mehrere Vacuolen, welche sich abwechselnd ausdehnen oder zusammenziehen. Im Momente der Diastole nähert sich jede Vacuole allmählich der Oberfläche des Keimflecks, ohne sich jedoch über das Niveau desselben zu erheben, wie dies bei *Phalangium* der Fall ist. Die Entleerung erfolgt ferner hier nicht durch plötzlichen Bruch der Vacuolenwandungen, sondern durch einen dünnen trichterförmigen Kanal. Es ist derselbe Kanal, den Balbiani mehrfach beschrieben hat, und der im Inneren eines entsprechenden, von der Keimbläschenwandung ausgehenden Trichters liegend, die Vacuolen des Keimflecks mit der Substanz des Zellleibes selbst in Verbindung bringt. Balbiani glaubt, dass das beschriebene Verhalten des Keimflecks eine allgemeinere Verbreitung hat. Über die Bedeutung des Vorganges wagt er noch keine Vermuthung auszusprechen.«

[3] O. Hertwig, Beitr. zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. III. Theil. Morphol. Jahrb. Bd. IV. 1878.

CARNOY[1] unterscheidet scharf Plasmanucleolen, die aus Plastin und Globulin bestehen, und Nucleinnucleolen. Die letzteren, welche er besonders bei den Eiern der Amphibien untersucht hat, hält er für eine besondere Form des Nucleins und zwar für die höchste Organisationsstufe desselben. Nucleolen und Nucleinkörper stehen nach CARNOY im engsten genetischen Zusammenhang mit einander und zwar in der Weise, dass die Nucleolen erst in der mannigfaltigsten Art in den Nucleinkörper zerfallen und dann sich wieder aus ihnen neu bilden, um bald darauf abermals in Nucleinkörper sich aufzulösen. Er nimmt während der Eireife eine große Anzahl, mindestens neun, Nucleolengenerationen an, die in schneller Folge zerfallen und neu sich bilden. CARNOY hält die Nucleolen im Wesentlichen für gleich gebaut wie den Kern und bezeichnet sie desshalb auch direkt als kleine Kerne.

Auf die viel umstrittene Frage, was man als Nucleolus zu bezeichnen hat, komme ich unten p. 665 noch kritisch zurück und werde darum erst dort die einschlägigen Arbeiten berücksichtigen. Auf einen dritten Theil der Nucleolenlitteratur werde ich schließlich noch bei Besprechung der zweitheiligen Nucleolen (cf. unten p. 641) ausführlicher eingehen.

2. Beschreibender Theil.

AUERBACH u. A. haben die Kerne nach der Zahl ihrer erythrophilen, d. h. bei Anwendung rothblauer Farbstoffgemische roth sich tingirender Nucleolen in multi- und uni- (oder mono-) nucleoläre eingetheilt. Dieser Gegensatz findet sich bei fast allen Gewebszellen und den Eiern.

a. Multinucleoläre Eier.

α. Amphibien.

(Taf. XXXV—XXXVII, Fig. 1—2.)

Die Kerne der Amphibieneier gehören zu den multinucleolären und sind reich an erythrophilen Nucleolen der verschiedensten, theilweise sehr bedeutender Größe.

Ehe ich auf die Beschreibung derselben näher eingehe, muss ich erst ausführlich der interessanten diesbezüglichen Beobachtungen CARNOY's gedenken. CARNOY[1] hält alle Nucleolenbildung bei den

---

[1] CARNOY et LEBRUN, La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. La Cellule. T. XII. 1897. T. XIV. 1898.

Eiern der Amphibien für Nucleinnucleolen, die, wie schon in der Einleitung bemerkt, zu den Nucleinkörpern in engsten Wechselbeziehungen stehen, d. h. aus letzteren hervorgehen und in sie wieder zerfallen. CARNOY unterscheidet bei der Eireife der Amphibien drei Perioden und in jeder derselben mehrere, mindestens drei, Nucleolengenerationen, die auf einander folgen. Die Auflösung der Nucleolen ist sehr verschieden und geschieht in der Weise, dass aus den Nucleolen Figuren hervorgehen, die das mannigfaltigste, theilweise sogar ein sehr bizarres Aussehen zeigen. Bald haben sie die Form von mehr oder weniger behaarten Raupen oder Flaschenbürsten, bald von schwammigen Balken oder Würsten, bald sehen sie wie Perlschnüre oder Schlangen, bald wie Gänsefüße oder wie Basiden mit Sporen aus, bald sind es glatte, dicke oder dünne Fäden. Alle diese so verschiedenen Figuren haben aber das Gemeinsame, dass sie schließlich in Körnchen, d. h. Nucleinkörper zerfallen. Bisweilen zerstäuben sich die Nucleolen auch direkt in ganz formlose Körnerwolken. Ein Theil dieser Zerfallskörnchen löst sich nach CARNOY im Kern auf, die anderen geben dagegen den Ausgangspunkt für die Neubildung von Nucleolen und zwar abermals in verschiedener Weise: theils legen sie sich zu mehreren dicht neben einander, umhüllen sich mit einer Membran und nehmen so die Gestalt von Nucleolen an, theils wachsen sie einzeln je zu einem Nucleolus heran. Im ersteren Fall wird auch das Plastingerüst (cf. das dritte Kapitel), dem die Nucleinkörnchen aufliegen, sammt dem dazwischen liegenden Enchylema in die neuen Nucleolen mit aufgenommen, so dass diese also alle Bestandtheile des Kerns enthalten, wesshalb auch (cf. die Einleitung) die Nucleolen von CARNOY für kleine Kerne erklärt werden. Alle die oben beschriebenen Figuren, die aus den Nucleolen bei der Auflösung hervorgehen, die Raupen, Flaschenbürsten, Perlschnüre, Fäden etc. hält CARNOY für schon im Nucleolus gebildet und entstammend aus den Nucleinkörnchen, die sich im Nucleolus zusammengethan haben. Dieselben werden dadurch frei, dass der Nucleolus platzt. Oft geschieht dies in Folge starker Vacuolenbildung. Die neu entstandenen Nucleolen wandern nach CARNOY an die Peripherie des Eikerns, wo sie aus dem Zellplasma Stoffe, die durch die Kernmembran diffundiren, aufnehmen und so heranwachsen, um dann wieder ins Innere des Kerns zu wandern und hier sich aufzulösen[1]. Bei diesem Zerfall werden Stoffe frei, welche umgekehrt

[1] In dieser Beziehung steht CARNOY in scharfem Gegensatz zu BORN (Die Struktur des Keimbläschens im Ovarialei von *Triton taeniatus*. Arch. für mikr.

wieder in das Zellplasma übertreten und die Dotterbildung hervorrufen. Viele Nucleolen scheinen besonders in der Jugend homogen. Auch diese sind nach CARNOY stets strukturirt und enthalten schon die Nucleinfäden.

Ich wurde auf den eben wiedergegebenen Inhalt der CARNOY'schen Arbeit erst aufmerksam[1], als ich meine Kern- und Nucleolenstudien schon abschließen wollte, den größten Theil des Textes bereits niedergeschrieben und die erläuternden Zeichnungen beinahe fertiggestellt hatte. Die interessanten Resultate CARNOY's bestimmten mich meine Untersuchungen noch einmal aufzunehmen. CARNOY hat ausschließlich die Amphibien und zwar *Salamandra*, *Pleurodeles*, *Axolotl* und *Triton* berücksichtigt. Ich hatte bis dahin nur die Knochenfische, speciell *Cobitis*, untersucht. Um CARNOY's Angaben zu prüfen wählte ich den Frosch. Zunächst erkannte ich sofort, dass die Amphibien ungleich günstigere Objekte für das Studium der Nucleolen der multinucleolären Eier als die Knochenfische sind. CARNOY hat zusammen mit LEBRUN, wie er selbst betont, einem Galeerensträflinge gleich 10 Jahre lang äußerst mühevollen Studien obgelegen, um die Reifung des Keimbläschens bei den Amphibien klarzustellen. Ich habe auch nicht annähernd die Zeit wie CARNOY auf die Lösung dieser Frage verwendet und verwenden können, einerseits weil mehrere andere Zellstudien, die mich seit Jahren beschäftigen, zum Abschluss drängten, andererseits weil ein zu specielles Eingehen auf diese Verhältnisse sich nicht mit dem viel weiter gesteckten Ziel, das diese Untersuchungen verfolgen, vertragen hätte. Trotzdem glaube ich mir auf Grund meiner immerhin sehr sorgfältigen Studien ein selbständiges Urtheil über die höchst eigenartigen Nucleolenverhältnisse bei den multinucleolären Eiern erlauben zu dürfen, die ein sehr bedeutsames Licht auf das Wesen der Nucleolen überhaupt werfen.

Zunächst muss betont werden, dass ich im Hauptpunkte CARNOY vollständig beipflichte, d. h. auch ich bin zu der Ansicht gelangt, dass bei der Eireifung der Amphibien wiederholt, d. h. in den verschiedenen Perioden der Eientwicklung, eine Auflösung der

---

Anat. 1894), der annimmt, dass die Nucleolen, so lange sie an der Kernwandung liegen, nicht Stoffe aus dem Zellplasma aufnehmen, sondern solche an dasselbe abgeben.

[1] Ich kannte die CARNOY'sche Arbeit wohl dem Titel nach, wurde aber mit dem mein Thema so eng berührenden Inhalt derselben erst durch einen Vortrag bekannt, der in der hiesigen biologischen Gesellschaft Ende des Jahres 1900 gehalten wurde und die CARNOY'sche Abhandlung zum Gegenstand hatte.

Nucleolen in Nucleinkörper und eine Neubildnng der ersteren aus letzteren erfolgt. Auch viele der CARNOY'schen Auflösungsfiguren habe ich mehr oder weniger häufig und deutlich beim Frosch wiedergefunden. Im Speciellen gehen aber unsere beiden Beobachtungen nach manchen Richtungen aus einander. In gewissen Punkten glaube ich sogar Dank der Jodgrünfuchsindoppelfärbung in der Erkenntnis der so interessanten Wechselbeziehungen zwischen Nucleolen und Nucleinkörper etwas weiter vorgedrungen zu sein, als CARNOY.

Ehe ich auf die Beschreibung meiner Befunde näher eingehe, will ich zum Verständnis derselben von vorn herein auf einen wichtigen Gegensatz aufmerksam machen, der zwischen CARNOY und meiner Auffassung besteht. CARNOY behauptet, dass Theilungen von Nucleolen nicht vorkommen und Knospung beim Zerfall der Nucleolen nur ausnahmsweise auftritt. Auch ich bestreite, dass Theilungen, welche lediglich der Vermehrung der Nucleolen dienen, vorkommen. Wohl aber spielen nach meinen Beobachtungen Theilung und ihre Variationen, d. h. Knospung und Sprossung, eine sehr bedeutende Rolle beim Übergang der Nucleolen in die Nucleinkörper. Für den Frosch wenigstens kann ich behaupten, dass die Auflösung der Nucleolen in der Mehrzahl der Fälle nichts Anderes ist als eine fortgesetzte Theilung resp. Knospung und Sprossung. Auch viele der CARNOY'schen Auflösungsfiguren sind wahrscheinlich nur die Produkte eines eigenartigen Sprossungsprocesses.

Fig. 1 *B* der Taf. XXXV stellt bei starker Vergrößerung einen Theil des Kerns eines erwachsenen stark dotterhaltigen Froscheies nach Färbung mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin aus einer Schnittserie durch ein in Sublimat gehärtetes Ovarium dar. Wie es CARNOY auch bei anderen Amphibien für dieses Stadium, das seiner dritten Periode angehört, beschreibt, liegen die Nucleolen im Kern namentlich central und zu einem Haufen zusammengedrängt (cf. Fig. 1 *A*).

Die Plastingrundsubstanz des Kerns, welche nach CARNOY aus netzartig sich eng verflechtenden feinen Fäden besteht (cf. oben das dritte Kapitel) ist nur schwach gefärbt und erscheint trotz der bedeutenden Vergrößerung nur als fein und dicht gekörnte, den Kern gleichmäßig erfüllende Masse (*pl* Fig. 1 *B*), in welcher die Nucleinkörper und Nucleolen durch dunkle Farbe scharf hervortreten.

Betont sei, dass Fig. 1 *B* der Taf. XXXV bis in die feinsten Details, besonders was die Nucleolen anbelangt, genau nach dem Originalschnitt wiedergegeben ist, nur einige wenige Nucleolen sind nicht mit aufgenommen worden, wie ein Vergleich mit Fig. 1 *A* zeigt.

Die Nucleinkörper sind verschieden groß, die feinsten, im Übrigen in der Stärke stark wechselnden, erfüllen die peripheren Theile des Kerns (z. B. bei x in Fig. 1 *B*), während das Centrum des letzteren meist bedeutend stärkere Nucleinkörper enthält. Doch zeigen die Nucleinkörper bisweilen auch in dem mehr peripheren Abschnitte des Kerns bedeutendere Größe. Im Centrum des Kerns treten an verschiedenen Stellen Carnoy'sche Auflösungsfiguren theils als Perlschnüre, theils als flaschenbürsten- oder raupenähnliche Bildungen auf, welche bald aus feineren, bald aus stärkeren Nucleinkörpern sich zusammensetzen, sich aber meist nur auf kürzere Strecken verfolgen lassen und öfter ziemlich undeutlich, kaum mehr als angedeutet sind. Auch Carnoy betont, dass in der dritten Periode die Auflösungsfiguren viel einfacher und feiner, speciell die Flaschenbürsten resp. Raupen, die zu den häufigsten Figuren gehören, viel dünner und weniger behaart als in den früheren Entwicklungsperioden des Eies sind. Nach Carnoy zerfallen diese Auflösungsfiguren der Nucleolen zuletzt regellos in Nucleinkörnchen. Diese Auflösung ist in dem in Fig. 1 *B* abgebildeten Kern offenbar schon weit vorgeschritten.

Um wie viel entwickelter die Perlschnüre resp. Flaschenbürsten in den jüngeren Eikernen sind, zeigt uns Fig. 13, Taf. XXXV, welche den Kern eines noch dotterlosen Eies wiedergiebt. Hier sehen wir die Nucleinkörper an verschiedenen Stellen ungleich deutlicher und auf weitere Strecken theils rosenkranzartig hinter einander gereiht, theils in Form von geraden oder gewundenen Flaschenbürsten angeordnet. An den letzteren unterscheiden wir scharf eine dunklere Achse, in der die Nucleinkörper gröber und dichter sind, und von dieser winklig abgehende feinere, ebenfalls gekörnt aussehende Seitenstrahlen. An anderen Eiern dieser Periode traf ich die Flaschenbürsten noch viel häufiger und ausgebildeter und genau so, wie sie Carnoy abgebildet hat und sie etwa Fig. 12 *h* auf Taf. XXXV zeigt. In der eben behandelten Fig. 13 stehen die Nucleinkörper überall im Kern sehr dicht, das Plastingerüst zwischen ihnen ist viel weniger ausgebildet wie in dem älteren Ei der Fig. 1 *B*, wo es, wie schon oben bemerkt, besonders peripher zwischen den kleineren und locker gestellten Nucleinkörpern oft sehr deutlich zu Tage tritt (cf. oben das dritte Kapitel). Auch Carnoy verzeichnet die Beobachtung, dass das Plastingerüst in den Kernen jüngerer Eier spärlicher entwickelt ist, wie in den älteren.

Gehen wir jetzt nach diesen allgemein über den Kern orien-

tirenden Bemerkungen zu den Nucleolen selbst über und fassen wir zunächst Fig. 1 *B* der Taf. XXXV ins Auge, so fällt uns zuerst auf, dass verhältnismäßig nur wenig Nucleolen die für sie typische kugelige Gestalt haben, sondern die Mehrzahl derselben eine von dieser sehr abweichende, sehr wechselnde und theilweise äußerst eigenartige Form zeigen. Das sind die in der Auflösung begriffenen Nucleolen, während die großen kugelrunden Nucleolen zwar schon zur Auflösung reif, aber noch »ruhende« Nucleolen sind. Diese großen »ruhenden Nucleolen« sind stets durchweg intensiv schwarz gefärbt, während die in der Auflösung befindlichen oft dunklere und hellere Partien unterscheiden lassen. Die Auflösung selbst erfolgt, wie ich gleich vorweg bemerken will, durch eine fortgesetzte Theilung resp. deren Modifikationen, d. h. Knospung und Sprossung. Bei *w* (Fig. 1 *B*, Taf. XXXV) sehen wir einen Nucleolus deutlich in zwei etwa gleich große und gleich dunkle Stücke zerfallen, welche in breiter Fläche noch zusammenhängen, während bei *y* die beiden Theilstücke nur noch durch eine schmale Brücke in Verbindung stehen und bei *z* sie schon vollständig von einander gelöst sind. Häufig theilen sich die Tochterstücke eines Nucleolus, ehe sie sich von einander gelöst haben, abermals in Enkelstücke, diese in gleicher Weise in Urenkelstücke etc. Liegen die Theilstücke, was öfter geschieht, in einer Linie, so geht schließlich aus dem Mutternucleolus eine Kette oder Perlschnur hervor, deren Glieder entweder gleich groß sind, oder im Durchmesser variiren und oft seitlich Nebentriebe zeigen, wie wir dies bei *m* in Fig. 1 *B* sehen. Die bei *n* in einer Gruppe auftretenden verschieden großen, dicht neben einander liegenden Nucleolen gehören zweifelsohne auch in gleicher Weise wie bei *m* genetisch eng zusammen. Nur haben sich hier die einzelnen Theilstücke des Mutternucleolus mehr oder weniger schon von einander gelöst und zeigen nicht mehr alle dieselbe dunkle Farbe wie bei *m*. Ähnliche Gruppen von Nucleolen können wir noch an verschiedenen Stellen der Fig. 1 *B* unterscheiden. In sehr vielen Fällen zerfällt der reife Nucleolus nicht in zwei gleich große Stücke, sondern es löst sich von ihm nur ein kleinerer Theil ab, der dann dem großen Mutternucleolus wie eine Knospe ansitzt. Durchmustert man die Nucleolen der Fig. 1 *B*, so trifft man hier alle Stadien dieser Knospenbildung: zuerst erscheint ein kleiner Höcker an dem Mutternucleolus, der sich vergrößert, immer mehr abrundet und sich schließlich ganz ablöst. Meist treibt der Mutternucleolus nicht eine solcher Knospen, sondern zwei und mehrere an verschiedenen Stellen seiner

Oberfläche, z. B. bei *a* und *b*. In der Regel sind diese knospenartig sich abschnürenden Stücke heller als der große Mutternucleolus, wie wir ebenfalls bei *b* und noch an vielen anderen Stellen konstatiren können.

Die Art, wie die in der eben geschilderten Weise aus einem reifen Nucleolus hervorgegangenen Theilstücke weiter zerfallen, bis sie sich in die kleinen Nucleinkörper auflösen, ist eine sehr wechselvolle. Schon CARNOY betont die große Mannigfaltigkeit der Auflösungsfiguren der Nucleolen, welche nicht nur bei den verschiedenen Gattungen der Amphibien, sondern selbst bei derselben Art zwischen den einzelnen Individuen und nicht allein in den verschiedenen Entwicklungsstadien des Eies, sondern selbst in der gleichen Periode zur Beobachtung kommt. Das kann ich vollauf bestätigen. So erfolgt auch in dem in Fig. 1 *B* abgebildeten Eikern des Frosches der Zerfall der Nucleolen in die kleinen Nucleinkörper in sehr verschiedener Weise, und zum größten Theil noch ganz anders als CARNOY es beobachtet hat.

Ein sehr häufiger Modus des Zerfalls ist in den drei Figg. 2—4 der Taf. XXXV wiedergegeben. Sie sind dem Schnitt entnommen, welcher dem in Fig. 1 *B* abgebildeten direkt folgt und können, obwohl sie drei verschiedene Nucleolen darstellen, in der Reihenfolge, in welcher sie Figg. 2—4 zeigen, gewissermaßen als drei verschiedene Auflösungsstadien desselben Nucleolus betrachtet werden. Fig. 2 zeigt im engen Zusammenhang mit dem dunkelschwarzen Mutternucleolus drei nur wenig kleinere Theilstücke von bedeutend hellerem Aussehen, welche ihrerseits schon wieder kleinere Knospen getrieben haben, die im Durchmesser sehr schwanken und zum Theil, noch ehe sie sich losgelöst haben, eine zweite Knospengeneration erzeugt haben, in dem einen Fall an einem längeren Stiel. Die drei links gesondert auftretenden verschieden starken Kügelchen stellen zweifelsohne bereits vom Mutterkörper losgelöste Knospen dar, von denen die beiden kleinsten schon vollständig im Aussehen wie in der Größe den Nucleinkörpern entsprechen, wie sie in Fig. 1 *B* besonders die peripheren Theile erfüllen. In Fig. 3 ist das dunkle Mutterstück ebenfalls noch deutlich zu unterscheiden. Der Zerfall der hellen Tochterstücke, welcher in gleicher Weise wie bei Fig. 2 erfolgt, ist aber weiter fortgeschritten. An einer Stelle (bei *p*) ist eine dünne dreigliederige Kette hervorgesprosst. Einige der kleinen Knospen (*s*) sind wieder gestielt, viele von ihnen (bei *o*) haben sich bereits abgetrennt und erscheinen als kleine freie Nucleinkörper. Am weitesten fort-

geschritten ist in Fig. 4 die Auflösung des Mutternucleolus, an dessen Stelle man nur noch einen Haufen kleiner mehr oder weniger mit einander verbundener oder schon ganz freier Nucleinkörper erkennt.

Alle diese kleinen Knospen, sei es dass sie noch mit dem Mutternucleolus zusammenhängen, sei es dass sie schon als Nucleinkörper frei geworden sind, lassen bei genauerem Zusehen stets eine dunkle Randzone und ein helleres Centrum unterscheiden und stimmen hierin genau mit den kleinen Nucleinkörpern überein, die in Fig. 1 *B* den ganzen Kern erfüllen und besonders an dessen peripheren Theilen deutlich hervortreten. Auch die größeren Theilstücke in Figg. 2 und 3 erscheinen nur im Inneren heller, peripher aber dunkel umrissen.

Auch in Fig. 1 *B*, besonders auf der linken Seite und namentlich links oben, zeigen übrigens die Nucleolen einen ähnlichen Zerfall, wenn auch nicht so fortgeschritten, wie in Figg. 3 und 4.

In vielen, ja wohl in den meisten Fällen bleiben die größeren hellen Theilstücke resp. Knospen nicht wie bei Figg. 2 und 3 mit dem dunklen Mutternucleolus im Zusammenhang, sondern sie entfernen sich nach ihrer Ablösung weit von demselben. Allenthalben in Fig. 1 *B* (z. B. über *z*) trifft man diese hellen, dunkel umrandeten, mehr oder weniger kugelig gewordenen größeren Theilstücke im Kern, ohne dass sich in den meisten Fällen noch ihr Mutternucleolus nachweisen ließe. Sie erscheinen dann wie kleine Nucleolen, die nur durch ihr helleres Aussehen von den großen, durchweg intensiv schwarz gefärbten, reifen Mutternucleolen sich unterscheiden.

Diese freien Knospen zerfallen nun oft in sehr eigenartiger Weise in die kleinen Nucleinkörper. Ich habe des besseren Verständnisses wegen einige der häufigsten Auflösungsformen derselben in Fig. 12 der Taf. XXXV in etwas schematischer Weise dargestellt. Die Buchstaben *a*—*h* bezeichnen die verschiedenen Stadien des Zerfalls. In sehr vielen Fällen koncentrirt sich, wie uns dies die Auflösungsreihe I der Fig. 12 zeigt, die Nucleolarsubstanz der Knospe *kn*, welche bedeutend heller als der Mutternucleolus *mn* ist (cf. *a*), peripher, wahrscheinlich äquatorial. Die Theilstücke erscheinen dann auf den Schnitten wie breitrandige Ringe. Bisweilen sehen diese homogen aus (cf. *b* und *c*), häufiger aber sind sie mehr oder weniger deutlich in kleine Stücke zerfallen (cf. *d*, *e*). Die Ringe platzen an einer Stelle und werden hufeisenförmig (*f*). Oft sieht man an den freien Enden des Hufeisens die kleinen Theilstücke knospenartig sich ablösen (cf. *f*). Nicht selten setzt sich das Hufeisen in eine längere oder kürzere Kette resp. Perlschnur fort, deren Glieder

offenbar durch fortgesetzte Sprossung der Schenkel des Hufeisens entstanden sind (cf. *g*), in ähnlicher Weise, wie wir es schon in den Figg. 2—4 z. B. bei *p* kennen gelernt haben.

Von diesen Perlschnüren bis zu den Flaschenbürsten CARNOY's ist nur ein kleiner Schritt. Denken wir uns die einreihigen Perlschnüre durch seitliche Knospung der einzelnen Glieder mehrreihig werdend und die Seitensprossen sich dann perlschnurförmig verlängernd und gleichzeitig dünner werdend (cf. *h*), dann haben wir die Flaschenbürsten CARNOY's. Doch muss ich betonen, dass ich die Flaschenbürsten selbst nie sicher im Zusammenhang mit einem Nucleolus nachweisen konnte, wie es CARNOY beschreibt und so vielfach abbildet. Trotzdem zweifle ich nicht an einem nucleolären Ursprung derselben, nur glaube ich, dass sie nicht immer endogen im Innern eines Nucleolus entstehen und erst durch Platzen desselben frei werden, wie es CARNOY allgemein annimmt, sondern viele von ihnen in der eben angedeuteten Weise exogene Sprossprodukte von Nucleolenknospen darstellen.

In anderen Fällen kommt bei den großen hellen Knospen des Mutternucleolus zwar auch eine dicke dunklere Randzone zur Differenzirung, die Nucleolarsubstanz verschwindet aber nicht vollständig aus dem Inneren der Knospe, wie dies Stadium *a* der Auflösungsreihe II von Fig. 12 zeigt. Aber auch dann zerfällt der periphere Abschnitt oft in kleine Stücke (cf. *b* von II) und kann wieder in eine Kette oder Perlschnur auslaufen.

Eine dritte Art von Auflösungsfiguren treffen wir schließlich in der Serie III. Fig. III *a* zeigt uns eine Hantel, die derartig gebogen ist, dass ihre kugeligen Enden sich berühren. Wahrscheinlich handelt es sich hier ebenfalls um eine Auflösung von ringförmig gewordenen Theilstücken, wie wir sie in Fig. I *b* kennen gelernt haben. Lassen wir einen solchen Ring an zwei benachbarten Stellen zu zwei Kugeln anschwellen, die sich an ihrer Berührungsstelle von einander lösen, so haben wir die Hantel. Für eine solche Entstehung der Hanteln spricht die öfter zu beobachtende Thatsache, dass an der Außenseite der beiden Kugeln eine dünne Membran vorkommt, welche die gebogene Hantel zum Ringe ergänzt. Die Hanteln strecken sich, während gleichzeitig das die beiden Endkugeln verbindende Stück sich stark verdünnt (cf. III *b* und *c*), bis schließlich die Kugeln sich ganz von einander lösen. Häufig trifft man Auflösungsfiguren wie sie Fig. III *d* zeigt. Ob es sich hier um eine vollständige Streckung ursprünglich gebogener, in der eben beschriebenen Weise entstandener

Hanteln oder um eine einfache Zweitheilung einer Knospe handelt, bei der sich noch ein Verbindungsfaden zwischen den beiden Tochterstücken erhalten hat, lässt sich im Einzelnen schwer entscheiden. Jedenfalls lösen sich auch hier die beiden Endkugeln von einander und zerfallen dann weiter durch fortgesetzte Zweitheilung, bisweilen auch wieder unter Bildung von mehr oder weniger hantelförmigen Figuren (cf. III *e*–*g*).

Durchmustern wir jetzt Fig. 1 *B*, ferner die Figg. 5—11, welche anderen Schnitten desselben Eies, dem Fig. 1 *B* angehört, entnommen sind, so finden wir die einzelnen Stadien des eben beschriebenen Auflösungsprocesses ganz regellos im Kern zerstreut an den verschiedensten Stellen zwischen den großen schwarzen kugeligen, d. h. reifen aber noch nicht in Auflösung begriffenen Nucleolen wieder. In Fig. 1 *B* treffen wir besonders im unteren Theile bei *d* dicht bei einander mehrere solche, bald ring-, bald hufeisen-, bald hantelförmige, theilweise mehr oder weniger deutlich schon wieder in kleinere Stücke gespaltene Auflösungsfiguren, die ringartigen sind oft stark in die Länge gezogen (wie dies auch I *c* und *e* der Fig. 12 zeigt), bei *c* sehen wir eine etwa hufeisenartige Figur, welche bereits stark zerfallen ist und eine Perlschnursprosse getrieben hat.

Sehr mannigfaltige Auflösungsfiguren enthält Fig. 5: bei *b* einen an einer Stelle schon gesprungenen Ring, der bereits beginnt in seine Stücke sich zu spalten und links dicht neben ihm bei *c* eine lange etwas gebogene Perlschnur mit weit aus einander liegenden Gliedern; bei *a* eine kleine Knospe eines Nucleolus, die wieder eine noch kleinere Knospe gebildet hat, von der Art und Größe, wie sie rechts davon allenthalben als freie Nucleinkörper auftreten oder die Glieder der eben erwähnten Perlschnur *c* sind; bei *d* eine Knospe mit hellem Centrum und dunkler Randschicht, die in gewissen Abständen kugelige Anschwellung trägt; bei *e* zwei benachbarte Knospen genau derselben Art wie *d*, welche noch durch einen feinen Faden mit einander verbunden sind, d. h. also genetisch eng zusammengehören, bei der rechten von beiden setzt sich die in Stücke zerklüftete dunkle Randzone in eine kurze Perlschnur fort, während rechts dicht neben ihr bei *f* eine ganz gleich aussehende wenig gliedrige gebogene Perlschnur liegt. Eine gleiche etwas längere Kette oder Perlschnur liegt oben bei *g* links direkt neben dem in Zweitheilung begriffenen großen dunklen reifen Nucleolus *mn*. Diese Kette *g* zeigt an den Enden eine deutliche Loslösung ihrer Glieder.

In Fig. 9 erblicken wir links bei *a* eine hantelförmige Zwei-

theilung einer Knospe, rechts bei *b* eine gleich helle rundliche Knospe, die sich wahrscheinlich von dem rechts daneben befindlichen dunkelschwarzen Mutternucleolus *mn* abgelöst hat.

Fig. 6 weist neben einigen mehr oder weniger gewundenen Perlschnüren oder Flaschenbürsten (*a*) rechts eine Hantel (*b*) auf, deren kugelige Endstücke durch eine schwache Membran verbunden sind, die auf ihre Entstehung aus einem kugeligen Theilstück in der Weise, wie oben beschrieben worden ist, hindeutet. Ferner enthält die Figur mehrere bald rundliche, bald mehr gestreckte, entweder rings geschlossene oder einseitig offene, d. h. also hufeisenförmige Knospen, die theils in ihrer Randzone noch ganz einheitlich erscheinen, wie bei *c*, *d*, theils stark in kleinere Stücke, d. h. Nucleinkörper zerfallen sind (bei *e*, *f*), resp. sich in eine Perlschnur fortsetzen (bei *e*). An einer Stelle, bei *g* (ganz rechts unten), ist diese Auflösung in kleine Nucleinkörper derartig fortgeschritten, dass man die ursprünglich hufeisenförmige Form der Knospe kaum mehr erkennen kann. Bei *h* (links oben) treten zwei sehr dickwandige ringförmige Stücke auf, die durch einen dünnen Faden verbunden sind und offenbar durch Zweitheilung einer größeren Knospe entstanden sind. Der rechte der beiden Ringe treibt rechts einen dünnen kurzen, d. h. zweigliederigen Spross. Bei *l* sehen wir schon sehr klein gewordene Theilstücke noch weiter durch Zweitheilung resp. Knospung zerfallen. Sie beweisen uns, welch' große Rolle die einfache Theilung bei der Auflösung der Nucleolen in Nucleinkörper spielt.

Ähnliche Auflösungsfiguren, wie die eben geschilderten, kehren in den Figg. 7 und 8 wieder. In Fig. 7 sei auf die Perlschnur aufmerksam gemacht, die bei *a* aus der hufeisenförmigen Knospe hervorsprosst, so wie auf den in starker Sprossung befindlichen Mutternucleolus *mn*; in Fig. 8 auf die Knospe *a* und den deutlichen Zerfall ihrer dicken dunklen Randzone in kleine Nucleinkörper.

In Fig. 1 *B* liegen im Centrum (bei *o*) und links unten (bei *p*) dicht bei einander viele größere Nucleinkörper, welche offenbar in gleicher Weise durch fortgesetzte Theilung aus großen Mutternucleolen hervorgegangen sind und sich noch weiter in kleinere Stücke zerlegen.

Meine Beschreibung der Nucleolarverhältnisse der ältesten Eier der dritten Periode Carnoy's will ich schließen mit dem Hinweis auf die drei riesenhaften ringförmigen Auflösungsstücke, wie sie uns Figg. 10 und 11 *A* und *B* vorführen, die sich neben den kleineren,

wie wir sie bisher kennen gelernt haben, und Fig. 10 rechts unten uns eins zeigt, bisweilen in größerer Menge finden. Sie kommen im Durchmesser den großen schwarzen reifen Mutternucleolen gleich, in der hellen Färbung der Randzone stimmen sie dagegen vollständig mit den bisher beschriebenen Ringen überein. Es handelt sich bei ihnen offenbar um eine direkte Umwandlung von reifen Mutternucleolen. Wenn ich sie ringförmig genannt habe, so ist dies nur richtig für die Querschnittsbilder. In Wirklichkeit stellen sie offenbar Hohlkugeln dar, wahrscheinlich wieder mit äquatorialer Verdickung. Diese riesigen Hohlkugeln unterscheiden sich nun von den oben beschriebenen kleinen als Ringen bezeichneten Auflösungsfiguren dadurch, dass sie in ihrem Inneren stets eine äußerst feinkörnig aussehende Substanz enthalten, über deren Bedeutung ich mir nicht ganz klar geworden bin. Am wahrscheinlichsten halte ich es, dass hier ähnlich, wie wir es unten bei den Fischen als eine sehr häufige Erscheinung treffen werden, eine große centrale Vacuole vorliegt, deren Inhalt vielleicht feinkörnig geronnen ist. Möglicherweise liegen ähnliche Verhältnisse auch bei den kleinen Ringen vor. Auch sie hatten bisweilen in ihrem Inneren einen blassen Ton, wie uns dies z. B. Fig. 7 bei *b* zeigt. Was die Randzone der großen Hohlkugeln resp. Ringe betrifft, so erscheint sie, wie bei den kleineren, auf Schnitten entweder homogen (Fig. 11 *B*), oder sie ist in kleinere Stücke (Fig. 11 *A*) gespalten, die sich offenbar wieder als Nucleinkörper ablösen. Über die eigenartig gebaute Randzone der großen Hohlkugel in Fig. 10 werde ich mich erst weiter unten bei Besprechung der Nucleolen von *Cobitis* auslassen, da es sich wahrscheinlich um Strukturen handelt, die bei *Cobitis* sehr verbreitet sind und hier um Vieles klarer liegen[1].

---

[1] CARNOY beschreibt auch bei den von ihm untersuchten Amphibien (cf. oben p. 563) ringförmige Auflösungsfiguren der Nucleolen, die kugelig zerfallen (Perlringe), platzen und Flaschenbürsten etc. entsenden, hält sie jedoch, wie alle Knospungserscheinungen, für nur seltener auftretende Ausnahmezustände (cf. oben p. 564). Wichtig ist aber, dass er Knospungserscheinungen überhaupt zugiebt. So sagt er von den mit vielen gestielten Knospen besetzten Nucleolen, die er Gänsefüßen oder Basiden mit Sporen vergleicht, im Text auf p. 268/269: »elles sont caractérisées par ce que les nucléoles émettent des boules sessiles, ou portées par un mince pédicelle, placées les unes à la suite des autres ou en étoile .... les nucléoles ressemblent à des basides de champignon portant leur spores. Ces groupes restent tels ou produisent un plumeau à leur extrémité. Lorsqu'ils sont dépourvus de goupillon, chaque boule émet des sphérules de plus en plus petites et finit par s'épuiser« und in der Figurenerklärung p. 291: »les nucléoles se portent au centre pour se résoudre en sphérules par une sorte de gemmation«.

Gehen wir jetzt zur Betrachtung der Nucleolen des etwas jüngeren noch dotterlosen, ebenfalls durch Sublimat gehärteten und mit (DELAFIELD'schem) Hämatoxylin gefärbten Eies über, dessen Kern in Fig. 13 (Taf. XXXV) im Querschnitt wiedergegeben und bezüglich des Plastins und Nucleins bereits oben p. 565 charakterisirt worden ist! Im Wesentlichen treffen wir dieselben Verhältnisse wie in dem dotterhaltigen großen Ei der Fig. 1 *B*, d. h. eine Auflösung der Nucleolen in Nucleinkörper durch Theilung, resp. Knospung und Sprossung. Nur die Lagerung der zerfallenden Nucleolen ist eine andere, in so fern sie nicht central, sondern vorwiegend peripher auftreten. Die Details der Auflösung der Nucleolen werden am besten durch die Zeichnung Fig. 13 erläutert, welche auch hier genau das Original, namentlich was die Nucleolen und ihren Zerfall betrifft, wiedergiebt. Nur auf einige Stellen will ich etwas specieller eingehen. Bei *z* und *x* treffen wir zwei große Nucleolen, welche etwa ähnlich, wie wir es in Figg. 2—4 (Taf. XXXV) für die großen dotterhaltigen Eier kennen gelernt haben, in kleinere Theilstücke zerfallen sind, die mehr oder weniger eng zusammenhängen und in ihrer Gesammtheit noch die äußere Form des Mutternucleolus gewahrt haben; bei *w* sehen wir eine große Anzahl stärkerer Theilstücke etwas weiter aus einander liegen, aber doch noch so benachbart, dass die Vermuthung nahe liegt, sie gehören genetisch eng zusammen. Fig. 14 stellt eine Kette von Theilstücken dar, welche zweifelsohne ähnlich derjenigen bei *m* in Fig. 1 *B* durch Sprossung aus einem großen Mutternucleolus entstanden, aber gegenüber der letzteren dadurch ausgezeichnet ist, dass zwischen den Tochterstücken breite helle Verbindungszüge auftreten. Im Übrigen finden sich auch bei dem großen Ei der Fig. 1 *B* öfter bei Zwei- oder Mehrtheilungen zwischen den Tochterstücken solche helle breite Verbindungszüge, z. B. bei *a* (cf. ferner unten die Jodgrünfuchsinschnitte).

Ein sehr eigenartiges, offenbar aber auch durch die Auflösung bedingtes, Aussehen zeigt der große Nucleolus bei *y* in Fig. 13. Er lässt zunächst, was wir bei dem dotterhaltigen Ei der Fig. 1 *B* als Regel für die zerfallenden Nucleolen, resp. deren Theilstücke konstatirt haben, sehr deutlich ein helleres Centrum und eine dunklere Randzone unterscheiden und treibt ähnlich manchen Nucleolen der Fig. 1 *B* allenthalben Knospen der verschiedensten Größe und Gestalt.

Die ganze Peripherie des Kerns Fig. 13 ist erfüllt von kleineren Nucleolen, welche wahrscheinlich zum Theil aus zerfallenden größeren Nucleolen, wie wir sie eben bei *x*, *z* und *w* kennen gelernt haben,

hervorgegangen und größtentheils in Fortsätze von sehr wechselnder Form und Stärke ausgezogen sind, aus denen zweifelsohne abermals kleinere Theilstücke hervorgehen von der Art, wie wir sie allenthalben an der Peripherie des Kerns zwischen den größeren antreffen. Diese kleinen Theilstücke gehen nun entweder direkt oder durch nochmalige Theilung in die verschieden großen Nucleinkörper über, welche den Hauptbestandtheil des Kerns ausmachen. Häufig sind, wie schon oben p. 565 ausgeführt worden ist, diese Nucleinkörper zu Perlschnüren und Flaschenbürsten angeordnet, welche ich aber niemals in ähnlicher Weise, wie ich es oben für das dotterhaltige Ei (1 *B*) angegeben habe, als Fortsetzungen von Nucleolen, resp. deren Theilstücke nachweisen konnte. Wohl aber sprechen gewisse Befunde hier für die von Carnoy allgemein vertretene Auffassung (cf. oben), dass die Perlschnüre etc. endogen in einem großen Mutternucleolus entstehen und dann frei werden können. So erblicken wir bei *f* eine vielfach gewundene und zerrissene Kette von stärkeren gleichgroßen Gliedern, welche in ihrer Anordnung an die Umrisse eines großen Mutternucleolus erinnern. Bestärkt wird man in solcher Auffassung, wenn man mit dieser Kette die Nucleolen *a*, *b*, *c* des in Fig. 20 der Taf. XXXVI dargestellten etwa gleichalterigen aber mit Jodgrünfuchsin behandelten Eies vergleicht, die ebenfalls in ziemlich gleichgroße mehr oder weniger deutlich kettenförmig hinter einander gereihte Theilstücke zerfallen, worüber weiter unten noch berichtet werden wird.

Betonen möchte ich zum Schluss noch, dass in Fig. 13 der Taf. XXXV auch die peripheren kleineren Nucleolen sehr häufig gleich dem großen Nucleolus *y* und den in Auflösung begriffenen Nucleolen des dotterhaltigen Eies Fig. 1 *B* dunkle und helle Partien unterscheiden lassen, wenn auch meist nicht mit der Deutlichkeit, wie sie bei dem Nucleolus *y* in Fig. 13 hervortreten.

Nach mancher Richtung ungleich instruktiver als die Hämatoxylinfärbung, die wir bei den eben beschriebenen Eiern kennen gelernt haben, ist die Behandlung der Schnitte mit Jodgrünfuchsin. Ich habe auf den beiden Tafeln XXXVI und XXXVII Kerne der verschiedensten Entwicklungsstadien des Froscheies im Querschnitt nach Jodgrünfuchsinfärbung bei einer und derselben und zwar wieder starker Vergrößerung (gleich Fig. 1 *B* der Taf. XXXV) wiedergegeben und zwar theils vollständig (Figg. 1—10, 14, 16, 20 auf Taf. XXXVI), theils nur in den uns interessirenden Details.

Betont sei, dass sie alle demselben Präparat und derselben Serie, theilweise sogar demselben Schnitt entnommen sind, d. h. also genau die gleiche Behandlung bei der Färbung und Differenzirung erfahren haben (cf. oben Methodisches). Je größer die Kerne in den beiden Tafeln sind, desto älter waren die zugehörigen Eier. Fig. 22 der Taf. XXXVI und Figg. 1, 2 der Taf. XXXVII entstammen bereits dotterhaltigen Eiern, die anderen noch dotterlosen.

Zum Verständnis der Tafeln XXXVI und XXXVII muss ich Einiges aus dem ersten Kapitel rekapituliren. Wie bereits hier ausgeführt worden ist, sind in Übereinstimmung mit allen anderen Zellen bei den Eiern der Amphibien im frühesten Stadium der Entwicklung die Nucleinkörper der Kerne ungemein phosphorreich und nehmen daher bei Behandlung mit Jodgrünfuchsin eine intensive Grünfärbung an, wie in Figg. 1—7 der Taf. XXXVI. Bei den älteren Eiern nimmt dieser Phosphorgehalt stark ab, so dass dann die Nucleinkörper des Kerns sich nur noch hellviolett tingiren (cf. Figg. 10—22 in Taf. XXXVI und Fig. 1 auf Taf. XXXVII). Übergangsformen zwischen beiden Zuständen sind in Figg. 8 und 9 der Taf. XXXVI dargestellt. Sie weisen noch einen schwachen Anflug von Grün in den Nucleinkörpern auf. Im scharfen Gegensatz zu den Nucleinkörpern färben sich die Nucleolen stets intensiv roth, so dass sie in beiden Arten von Kernen, sowohl in den grünen jüngsten, als in den violetten älteren gleich deutlich hervortreten. Dieser starke färberische Kontrast von Nucleolen und Nucleinkörpern weist auf eine sehr verschiedene, wahrscheinlich chemische Zusammensetzung beider Kernelemente hin. Die Nucleolarsubstanz muss also bei der Auflösung in Nucleinkörper sehr große stoffliche Veränderungen durchmachen. Und diese sind auf den Jodgrünfuchsinschnitten besonders deutlich zu verfolgen. Was dagegen die Unterscheidung von Plastin und Nuclein anbelangt, so sind die Jodgrünfuchsinpräparate ungünstiger als die Hämatoxylinschnitte; denn während hier, wie wir gesehen haben, die Nucleinkörper sich stets dunkel, das Plastingerüst dagegen nur schwach färbte, so dass erstere besonders bei den ältesten dotterhaltigen Eiern gegen letzteres sehr scharf hervortraten, zeigen auf den Jodgrünfuchsinschnitten Nucleinkörper und Plastin einen ähnlichen Ton. Hierzu kommt, dass die Jodgrünfuchsinschnitte in Kanadabalsam untersucht werden mussten, da Glycerin, wie wir aus dem methodischen Theil wissen, alle Kernelemente, besonders aber die Nucleolen, schnell verblassen lässt, während in Kanadabalsam ihre charakteristische Färbung sich dauernd erhält. Kanadabalsam,

selbst wenn man ihn in sehr verdünnter Lösung verwendet, macht aber dünne Schnitte so durchsichtig, dass zartere Strukturverhältnisse sich sehr leicht der Beobachtung entziehen, während die Glycerinpräparate, je länger sie liegen, desto schöner werden.

Beginnen wir wieder mit dem ältesten Ei (Fig. 1 in Taf. XXXVII), welches gleich dem in Fig. 1 *B* von Taf. XXXV abgebildeten der dritten Periode Carnoy's angehört, aber etwas kleiner als das erstere ist, d. h. ein etwas jüngeres Entwicklungsstadium und eine andere frühere Nucleolengeneration darstellt. Die Nucleolen, welche sich wieder wie in Fig. 1 *B* der Taf. XXXV central zu einem Haufen vereinigen, sind sämmtlich, so weit sie auf dem Schnitte zu Tage traten, gezeichnet, aber nur zum Theil in den feineren Details ausgeführt, zum anderen Theil bloß in den Umrissen angegeben. In Fig. 2 der Taf. XXXVII sind drei typische Theilungsfiguren von Nucleolen desselben Kerns, aber aus einem der folgenden Schnitte dargestellt. Die reifen Nucleolen, die auf den Hämatoxylinschnitten durch dunkelschwarze Färbung gekennzeichnet waren (Fig. 1 *B* der Taf. XXXV), sind hier, wie ich schon oben bemerkt habe, knallroth. Bei fast allen fallen deutliche Strukturen auf. Schon in dem in Fig. 1 *B* der Taf. XXXV dargestellten etwas älteren Hämatoxylinei ließen viele der großen Nucleolen in ihrem Inneren dunkle und helle Stellen ganz regellos unterscheiden, die ich aber, um die Fig. 1 *B* nicht noch mehr zu kompliciren, nicht mit gezeichnet habe. Auch in dem mit Jodgrünfuchsin gefärbten Kern der Fig. 1 von Taf. XXXVII konnte ich bei manchen Nucleolen nicht mehr erkennen. Die meisten zeigten aber sehr bestimmte Strukturen, in so fern die dunkelrothen Partien als deutliches Gerüstwerk erschienen, dessen Maschen von einer helleren Substanz erfüllt wurden, die oft vacuolenartiges Aussehen zeigte. Bisweilen treten diese Strukturen in den Nucleolen nur an gewissen Stellen, namentlich peripher, deutlicher hervor, in den übrigen Theilen des Nucleolus aber öfter derartig zurück, dass diese fast homogen erscheinen. Besonders scharf kommt aber das dunkelrothe Gerüst bei den Theilungen der Nucleolen in diesem Entwicklungsstadium zur Beobachtung. Ähnlich wie in Fig. 1 *B* der Taf. XXXV sehen wir auch in Fig. 1 der Taf. XXXVII verhältnismäßig nur wenig große kugelrunde rothe Nucleolen, d. h. auch hier sind die reifen Nucleolen nur zum geringen Theil ruhend, die meisten wieder in Theilung begriffen.

Die Theilung selbst verläuft häufig genau wie in dem Kern Fig. 1 *B*, Taf. XXXV, in anderen Fällen treten aber Theilungsfiguren

auf, die an bestimmte Stadien der Karyokinese erinnern. Ich bemerkte schon oben für die beiden großen Hämatoxylineier, dass zwischen beiden Tochterstücken oft breite, meist kurze hellere Verbindungszüge auftreten (cf. auf Taf. XXXV *a* in Fig. 1 *B* und Fig. 14). Diese Verbindungsstücke sind hier in dem Ei der Fig. 1, Taf. XXXVII sehr ausgebildet und von sehr eigenartiger Struktur. So sehen wir bei *a* ein Anfangsstadium einer Zweitheilung, der Mutternucleolus ist in zwei etwa gleich große Tochterstücke zerfallen, welche gleich dem Mutternucleolus dunkelroth und fast strukturlos sind. Beide hängen aber durch ein breites Verbindungsstück zusammen, in welchem das eben beschriebene Gerüstwerk sehr deutlich hervortritt, während es sich in den dunklen Endstücken, d. h. in den Tochterkernen allmählich verliert. In Fig. 2 *a* u. *b* (Taf. XXXVII) sind ebenfalls zwei in Theilung begriffene Mutternucleolen abgebildet, hier treten aber die dunklen strukturlosen Endstücke stark zurück, während die Verbindungsstücke sehr entwickelt sind und eine deutlich fädige, resp. fädignetzige Struktur zeigen. Häufig erscheint der Mutternucleolus wieder, wie in Fig. 1 *B* der Taf. XXXV, gleichzeitig nicht in nur Zwei-, sondern in Drei-, Vier- und Mehrtheilung begriffen, oft zerfallen die Tochterstücke, ehe sie sich noch von einander gelöst haben, in Enkelstücke, diese in Urenkelstücke etc., welche alle mit einander durch breite fädige Stücke zusammenhängen. Nicht selten nehmen dann manche der Tochter-, resp. Enkelstücke eine ähnliche deutlich fädig-netzige Struktur an, wie die Verbindungsstücke, so dass sie sich von letzteren nur durch ihre mehr oder weniger kugelige Form und größeren Durchmesser unterscheiden (cf. z. B. *b*). Dies gilt besonders von den kleinsten Theilstücken, welche gleichzeitig meist auch die jüngsten sind. Häufig tritt die Theilung wieder in Form einer Knospung auf, d. h. es lösen sich vom Mutternucleolus ein oder mehrere viel kleinere Theilstücke ab, welche dem Mutternucleolus entweder direkt ansitzen oder mit ihm durch ein bald breiteres und dann wieder oft deutlich fädiges (bei *o*) bald durch ein fadenartig dünnes (bei *d*) Verbindungsstück zusammenhängen. In letzterem Falle erscheinen die Knospen gestielt. Nicht selten zerfällt der Mutternucleolus erst in der oben geschilderten Weise in zwei gleich große Tochterstücke und erst diese treiben die kleineren Knospen. Oft erzeugt eine noch mit dem Mutternucleolus, resp. dessen Tochterstück in Verbindung befindliche Knospe eine zweite meist wieder kleinere. Dabei ist oft wieder die Beobachtung zu machen, dass die Knospen, je kleiner

sie werden, d. h. also je jünger sie sind, immer deutlicher fädig und sammt ihrem Verbindungsstück stets deutlicher violett, d. h. den Nucleinkörpern immer ähnlicher in der Färbung werden (cf. bei *f*). Bisweilen sind aber schon die ersten zur Abschnürung kommenden Knospen ganz hellviolett und nicht selten gleichzeitig bereits deutlich fädig-netzig strukturirt, z. B. bei *g*, so dass sie gegen den dunkelrothen undeutlich strukturirten Mutternucleolus, dem sie anhängen, scharf abstechen. Die einzelnen Details dieses Theilungsprocesses werden am besten wieder durch die Zeichnungen Figg. 1 und 2 der Taf. XXXVII illustrirt, welche auch hier möglichst naturgetreu hergestellt sind.

Was die weitere Auflösung der hellviolett gewordenen Theilstücke resp. Knospen betrifft nach ihrer Ablösung vom Mutterkörper, so ist diese auf den durchsichtigen Kanadabalsamschnitten (cf. p. 575, 576) sehr schwer zu verfolgen. Die Theilstücke werden oft so undeutlich (Fig. 1 bei *l*), dass feinere Strukturverhältnisse nicht zu erkennen sind. Was aus den netzig-fädig gewordenen Theilstücken resp. Knospen nach ihrer Ablösung wird, habe ich daher nicht genau verfolgen können. Neben den deutlich fädig strukturirten Knospen kommen oft andere, gleichfalls violette zur Abschnürung, welche fast ganz strukturlos erscheinen und oft in großer Menge bei einander liegen, wie z. B. bei *l*. Unter diesen trifft man nicht selten wieder deutlich ringförmige Stücke (cf. *m*), wie wir sie bei dem großen Hämatoxylinei (Fig. 1 *B* der Taf. XXXV) kennen gelernt haben. Wahrscheinlich vollzieht sich also die weitere Auflösung dieser Knospen in vielen Fällen ganz ähnlich, wie ich es oben für die Glycerinschnitte der alten Hämatoxylineier beschrieben habe.

Ich habe im Vorhergehenden stets betont, dass die zur Auflösung bestimmten Theilstücke resp. Knospen allmählich immer violetter werden und in der Färbung den Nucleinkörpern nahe kommen. Dass dieser violette Ton nicht etwa nur durch die geringe Größe der Knospen gegenüber dem Mutternucleolus bedingt wird, mit anderen Worten: dass es sich dabei nicht nur um eine schnellere Entfärbung bei der Differenzirung handelt, dagegen spricht die öfter zu beobachtende Thatsache, dass oft knospenartig kleine Theilstücke, auf deren Bedeutung ich später zurückkomme, zur Abschnürung gelangen, welche genau die Färbung und Struktur des Mutternucleolus bewahren (cf. Fig. 1 der Taf. XXXVII), ferner, dass diese dunkelrothen Theilstücke oft direkt neben hellvioletten gleich großen, ja bisweilen

sogar größeren Knospen liegen (cf. Fig. 1 der Taf. XXXVII), ja dass öfter ein und derselbe Mutternucleolus auf der einen Seite eine knallrothe Knospe, auf der anderen eine zweite ganz gleich große von ausgesprochen hellvioletter Färbung zur Abschnürung bringt (cf. z. B. bei *r* in Fig. 1 auf Taf. XXXVII).

Die hellviolette Färbung deutet also offenbar auf stoffliche Veränderungen hin, welche in denjenigen Knospen, die in Nucleinkörper zu zerfallen bestimmt sind, vor sich gehen, wie wir dies ja a priori bei der großen färberischen Verschiedenheit von Nucleolen und Nucleinkörpern annehmen mussten (cf. oben p. 575).

Jeder Zweifel aber, dass nur dieser Grund für die Violettfärbung vorliegen kann, wird durch die bald zu besprechenden Befunde bei den jüngeren Eikernen beseitigt werden[1].

Erinnern möchte ich noch daran, dass auch bei dem großen Hämatoxylinei der Fig. 1 *B* von Taf. XXXV diejenigen Knospen, deren weitere Auflösung wir verfolgen konnten, durch helleres Aussehen dem dunkelschwarzen Mutternucleolus gegenüber ausgezeichnet waren.

An die Verhältnisse, die wir eben bei dem großen dotterhaltigen Ei der Fig. 1 und Fig. 2 der Taf. XXXVII kennen gelernt haben, knüpfen von den jüngeren auf Taf. XXXVI dargestellten dotterlosen Eiern bezüglich der Nucleolenauflösung die in Figg. 11—15 wiedergegebenen Kerne direkt an. Dieselben unterscheiden sich nur in so fern, als die Theilung überwiegend als Knospung auftritt und deutlich fädige Verbindungszüge zwischen den Tochterstücken nur selten sind. Breitere hellere Verbindungsstücke kommen wohl auch öfter vor (cf. Fig. 11), sie erscheinen aber meist fast ganz strukturlos, ähnlich, wie wir sie bei dem großen Hämatoxylinei (cf. in

---

[1] Heidenhain lässt sich über den Werth der rothblauen Farbstoffgemische von der Art des Jodgrünfuchsins bezüglich des Oxy- und Basichromatins in demselben Sinne aus, indem er in seiner Arbeit: Neue Untersuchungen über d. Centralkörper etc., Arch. f. mikr. Anat., 1894, auf p. 545 schreibt: »Hier könnte nun gleich eingewendet werden, dass die Doppelfärbung der Kerne unter den genannten Bedingungen vielleicht doch nur von Zufälligkeiten abhängig sei, und dass ihr um dessentwillen keine weitere Bedeutung beigelegt werden könne. Hiergegen spricht aber erstlich, dass sich in den genannten Farbstofflösungen die Chromosomen niemals roth, sondern immer nur grün färben«. . . . »Die Grün- und Rothfärbung, die Aufnahme des basischen beziehungsweise des sauren Anilinfarbstoffes muss also jedenfalls bestimmten chemischen Affinitäten bestimmter chemischer Körper entsprechend sein« (cf. über meine gleichlautenden Beobachtungen bezüglich der Färbbarkeit der Chromosomen oben im II. Kapitel).

Fig. 1 *B*, Taf. XXXV bei *a*) und von dem dotterlosen Ei in Fig. 14, Taf. XXXV, schon kennen gelernt haben.

Die Knospen, welche die großen dunkelrothen Mutternucleolen in den Figg. 11—15 zur Ausbildung bringen, treten nur selten in der Einzahl, meist zu mehreren auf. Sie sind sehr verschieden groß, meist wieder bedeutend heller als der Mutternucleolus, entweder noch deutlich röthlich oder schon ähnlich hellviolett wie die Nucleinkörper und sitzen dem Mutterstück bald direkt an, bald sind sie mehr oder weniger langgestielt. Deutliche Strukturen lassen sich nicht unterscheiden, sondern die Knospen sehen in der Regel sammt ihren Stielen fast homogen aus. Die großen dunkelrothen Mutternucleolen sind stets von einem hellen Hof umgeben. Bisweilen haben sich die Knospen schon vom Mutternucleolus losgeschnürt, liegen aber noch in diesem hellen Hof. Andere Knospen sind schon über den letzteren hinausgerückt, jedoch dem Mutternucleolus noch dicht benachbart. Nicht selten bildet eine mit dem Mutternucleolus noch zusammenhängende Knospe bereits schon wieder eine zweite von oft etwa gleicher Größe und Färbung (cf. Figg. 11 und 15 bei *a*). Öfter trifft man Nucleinkörper von genau dem Aussehen und dem Durchmesser der eben beschriebenen Doppelknospen perlschnurartig zu mehreren hinter einander gereiht dicht bei einem großen Mutternucleolus (cf. z. B. bei *a* und *d* in Fig. 15). Wahrscheinlich haben wir es hier wieder mit Sprossbildungen von Knospen zu thun, als welche wir ja auch die Perlschnüre des großen Hämatoxylineies der Fig. 1 *B* (z. B. bei *m*) und Fig. 14 von Taf. XXXV öfter nachweisen konnten.

Auch das weitere Schicksal der abgelösten hellen Knospen ist offenbar hier dasselbe wie in dem großen Hämatoxylinei. Denn die Knospen gehen oft sehr deutlich in Ringe (Fig. 15 bei *e*) und Hufeisen (Fig. 15 bei *f*) über, die bisweilen längere Fortsätze zeigen (bei *e*), entsprechend den Ketten resp. Perlschnüren des großen Hämatoxylineies (cf. z. B. auf Taf. XXXV bei *e* in Fig. 5 und bei *h* in Fig. 6).

Weitere Einzelheiten entgehen wieder der Beobachtung in Folge der zu großen Durchsichtigkeit der Kanadabalsamschnitte.

Wie wechselnd sich die Nucleolen in den verschiedenen Entwicklungsstadien der Eier verhalten, demonstriren deutlich auf Taf. XXXVI die Figg. 13 und 14 im Vergleich zu den Figg. 11, 12, 15. Ich habe schon oben bei Besprechung des großen dotterhaltigen Eies (Fig. 1 von Taf. XXXVII) die Beobachtung betont, dass die Mutternucleolen oft Knospen von gleich dunkelrother Färbung zeigen. Dasselbe Verhältnis konstatiren wir für den Kern der Fig. 13, der be-

züglich der Färbung der übrigen Kernelemente genau mit den Kernen der Figg. 11, 12, 15 übereinstimmt, vor Allem die Nucleinkörper wieder typisch hellviolett zeigt, in der Färbung der Nucleolenknospen aber stark differirt. Wieder anders als in dem Kern der Fig. 13 erscheinen die Nucleolen in dem Kern der Fig. 14. Knospen fehlen hier ganz. Dagegen erinnern die dunkelrothen größeren Nucleolen durch ihr eigenartiges zum Theil breitlappiges Aussehen an die Nucleolen des großen Hämatoxylineies der Fig. 1 *B* auf Taf. XXXV. Offenbar stehen sie gleich diesen vor der Theilung. Bei einem Nucleolus (bei *b*) ist diese schon eingetreten. Das sich links ablösende mit dem Mutternucleolus noch durch einen Stiel verbundene Stück zeigt aber genau dasselbe knallrothe Aussehen, das alle Nucleolen hier auszeichnet. Neben dem größten Nucleolus am oberen Rande des Kerns (Fig. 14) liegt rechts unten bei *c* eine kleine Knospe, welche dagegen gleich hellviolett wie die Nucleinkörper aussieht. Sie ist ringförmig, also offenbar bereits in der Auflösung begriffen und hat sich wahrscheinlich in einem früheren Entwicklungsstadium des Eies von einem größeren dunkelrothen Mutternucleolus abgelöst.

In Fig. 12 treffen wir bei *a* einen kleinen rothen Nucleolus, der offenbar eine roth gebliebene Knospe eines großen Mutternucleolus darstellt (cf. oben p. 578) und seinerseits wieder eine gleich große Knospe erzeugt hat, die trotz ihrer gleichen Dimensionen das typische violette Aussehen der Nucleinkörper hat und übrigens abermals eine neue allerdings sehr kleine Knospe treibt. Alle drei liegen in demselben hellen Hof (cf. oben). In Fig. 15 liegen bei *e* und *f* zwei theils ring- theils mehr hufeisenförmige Knospen, die, wie schon oben bemerkt, offenbar in der Auflösung begriffen sind und in der Färbung genau mit den Nucleinkörpern übereinstimmen, während dagegen bei *g* und *h* zwei Nucleolen liegen, die ausgesprochen roth sind, obwohl sie gleich groß oder kleiner als die eben erwähnten Knospen *e* und *f* sind.

Diese Befunde beweisen wieder deutlich, dass die Violettfärbung der Knospen nur durch eine Hand in Hand mit ihrem Zerfall in Nucleinkörper gehende stoffliche Veränderung gegenüber den rothen Mutternucleolen, nicht aber durch einen Mangel der Differenzirung bedingt sein kann.

Dies wird auch vollauf bestätigt durch den Kern Fig. 22, Taf. XXXVI, in dem die gestielten Knospen (*e*) sehr klein und trotzdem knallroth sind, während dicht daneben (bei *d* und *c*) ganz hellviolette Knospen liegen, die viel größer sind. Solche »Basiden mit

Sporen« ähnliche Nucleolen (*e*) sind auf dem Entwicklungsstadium, welchem Fig. 22 entnommen ist, sehr häufig (cf. oben p. 562 und unten p. 589).

Sehr eigenartige, von den bisher beschriebenen stark abweichende Verhältnisse weisen die Nucleolen der Figg. 16—19 der Taf. XXXVI auf. Sie sind alle vier demselben Kern, aber verschiedenen Schnitten desselben entnommen. Fig. 16 giebt den ganzen Kern, Figg. 17—19 nur die uns interessirenden Stellen aus den folgenden Schnitten wieder.

Die Nucleolen setzen sich fast alle aus zwei ganz verschiedenen Theilen zusammen, nämlich aus einem den Nucleinkörpern etwa gleich hellvioletten körnig erscheinenden und aus einem zweiten fast homogen aussehenden von gleich dunkelrother Farbe, wie wir sie als charakteristisch für die reifen Mutternucleolen kennen gelernt haben. Beide Abschnitte verhalten sich in den einzelnen Nucleolen quantitativ sehr verschieden: bei manchen, besonders den größten, welche vorwiegend central im Kerne liegen, überwiegt bei Weitem die violette körnige Partie (cf. bei *b* in Fig. 16), bei anderen, namentlich den kleineren Nucleolen, welche meist die peripheren Theile des Kerns einnehmen, die dunkelrothe.

Wahrscheinlich sind die großen centralen zweitheiligen Nucleolen (*b* in Fig. 16) ursprünglich durchweg dunkelroth gewesen, gleich den etwa gleich großen Nucleolen der etwas jüngeren Entwicklungsstadien, wie wir sie in den Figg. 11—15 antreffen. Der helle Abschnitt stellt offenbar eine mit der Auflösung der Nucleolen in Zusammenhang stehende Differenzirung dar. Wir haben es in ihm mit einer Auflösungsfigur im Sinne Carnoy's zu thun. Die kleineren peripher im Kern gelegenen in gleichem Sinne zweitheiligen Nucleolen sind dagegen zweifelsohne durch Theilung aus den großen centralen (= *b*) hervorgegangen. Ein Stadium dieser Theilung ist in Fig. 16 bei *a* deutlich zu beobachten: Die Theilstücke, welche aus dem großen centralen Nucleolus *a* hervorgehen, sind jedes für sich wieder zweitheilig und bewahren in ihrer Anordnung noch deutlich die Umrisse des Mutternucleolus. An dem Zerfall betheiligen sich also sowohl der violette körnige, als der dunkelrothe Abschnitt des Mutternucleolus. Dasselbe gilt auch für die Mehrzahl der in Figg. 17—19 abgebildeten Theilungen. Auf den ersten Blick könnte man bei diesen glauben, dass wir es mit Zelltheilungsfiguren zu thun haben, in denen der dunkelrothe Abschnitt den Kern, der hellere granulirte den Zellleib darstellte. In Figg. 17 *a* und *b* liegen Zweitheilungen vor, bei denen man den Eindruck gewinnt, dass sich stets der rothe Theil gleich

dem Kern bei Zelltheilungen zuerst theilte. Bei *a* in Fig. 18 haben wir eine Kette von Theilstücken vor uns, wie wir sie schon früher öfter getroffen haben.

In Fig. 19 *a* treten uns bei *x* und *y* je vier zweitheilige Nucleolen entgegen, die so dicht bei einander liegen, dass sie zweifelsohne aus je einem großen zweitheiligen Mutternucleolus hervorgegangen sind. Besonders klar liegt dies bei der oberen Vierergruppe *x*, da alle Stücke hier noch in einem einheitlichen Hof liegen. Eins dieser kleinen Theilstücke (*y'*) zeigt den hellvioletten Abschnitt deutlich gelappt nach Art des Amöbenleibes. Es ist dies eine öfter zu beobachtende Erscheinung, welche vielleicht auf die Fähigkeit der Nucleolen resp. ihrer Theilstücke hindeutet, sich selbständig zu bewegen (cf. unten p. 645).

Neben diesen zweitheiligen Nucleolen trifft man sehr häufig aber auch solche, die durchweg gekörnt und hellviolett sind und keine Spur von der dunkelrothen Substanz erkennen lassen (bei *c* in Fig. 16). Sie sind gleich den zweitheiligen sehr verschieden groß, die größten finden sich wieder central und stehen den hier gelegenen doppeltheiligen (z. B. *b*) oft wenig oder gar nicht im Durchmesser nach. Zweifelsohne sind sie aus den letzteren hervorgegangen, entweder in der Weise, dass in diesen auch der letzte Rest von dunkelrother Substanz sich körnig differenzirt hat und hellviolett geworden ist, oder sie haben sich von den zweitheiligen Nucleolen durch einen Theilungsprocess abgeschnürt, worauf ich unten noch ausführlicher zurückkomme [1].

Mag dem sein, wie da wolle, jedenfalls theilen sich diese gleichmäßig violetten und körnigen Stücke weiter, oft nachdem sie sich zuerst etwas in die Länge gestreckt haben, wie dies Fig. 17 *d* und Fig. 19 *b* zeigen. Offenbar sind in dieser Weise die vielen kleinen violetten körnigen Stücke, die man allenthalben und in sehr wechselnder äußerer Form an der Peripherie des Kerns der Fig. 16 *A* trifft, entstanden. Durch weiter fortgesetzte Theilung zerfallen die letzteren wahrscheinlich dann in die färberisch sich vollständig gleich verhaltenden Nucleinkörper.

Eine ganz ähnliche Auflösung der Nucleolen, wie wir sie eben in den Figg. 16—19 kennen gelernt haben, kehrt in den verschieden-

[1] A priori könnte man ja annehmen, dass es sich bei den durchweg hellen Stücken (*c*) um zweitheilige Nucleolen handelt, die von dem Schnitt nur in dem hellvioletten Theil getroffen sind. Für viele gilt dies entschieden nicht, da sie auch auf den folgenden Schnitten jedes Roth vermissen lassen.

sten Entwicklungsstadien des Eies wieder, so zunächst bei dem Kern der Fig. 21 von Taf. XXXVI. Hier treffen wir neben den deutlich zweitheiligen Nucleolen wieder durchweg helle kugelige Theilstücke, die sich zweifelsohne von den zweitheiligen Nucleolen abgelöst haben, denn letztere zeigen oft ihren violetten Theil in einen Fortsatz ausgezogen, der offenbar bestimmt ist, sich als helle Knospe loszutrennen.

Bei den größten zweitheiligen Nucleolen dieser Fig. 21 (bes. bei *c* und *d*), konstatiren wir ferner die interessante Thatsache, dass der violette Abschnitt eher fädig resp. netzig als körnig aussieht. Dasselbe gilt von dem großen zweitheiligen Nucleolus *a* der Fig. 22 (Taf. XXXVI), welche dem Kerne eines noch größeren, bereits im Anfang der Dotterbildung befindlichen Eies entnommen ist.

Hier bei *a* (Fig. 22) ist der violette Abschnitt des Nucleolus sehr lang gestreckt und offenbar im Begriff, in kleine Knospen zu zerfallen, wie wir deren mehrere daneben sehen. Eine der letzteren (*c*) ist deutlich ringförmig und wahrscheinlich in gleicher Auflösung begriffen, wie wir sie oben bei dem großen Hämatoxylinei für die ringförmig gewordenen Knospen nachgewiesen haben. Der violette Theil des großen zweitheiligen Nucleolus *a* erscheint hier eher wie ein wurstförmiger Anhang, der aus dem rothen Abschnitt herauszufließen scheint. Dasselbe gilt von dem kleineren zweitheiligen Nucleolus bei *b* (Fig. 22). Ähnliche Auflösungsfiguren wie *a* sind auch von Carnoy gesehen und als schwammige Würste bezeichnet worden. Es besteht aber, um es noch einmal zu betonen, doch ein wesentlicher Unterschied in der Deutung dieser Figuren zwischen uns beiden. Die helle wurstförmige Partie bei *a* und *b* in Fig. 22 stellt nicht etwa den ausgelaufenen Inhalt des rothen Abschnittes dar, der geplatzt ist, wie Carnoy es auffasst, sondern die Figg. 16—19 (Taf. XXXVI) einerseits, die Figg. 11—15 (Taf. XXXVI) andererseits haben uns gelehrt, dass diese hellvioletten körnigen oder netzig-fädigen Partien entweder die Differenzirungen bestimmter Theile des Nucleolus sind, die sich vom Nucleolus ablösen und theilen, vor der Theilung aber sich noch strecken können (Figg. 16—19 und Fig. 21 der Taf. XXXVI), oder aber knospenartige Bildungen (Figg. 11—15, Taf. XXXVI) darstellen.

Auch bei ganz jungen Eiern habe ich ähnlich zweitheilige Nucleolen, wenn auch nicht so ausgebildet, getroffen, wie z. B. im Kern der Fig. 10 bei *a* (Taf. XXXVI). Es handelt sich also bei dieser Doppeltheiligkeit der Nucleolen offenbar um eine in der Ent-

wicklung des Froscheies zu sehr verschiedenen Zeiten auftretende Auflösungsform der Nucleolen.

Ich habe oben die Möglichkeit offen gelassen, dass die durchweg violetten und körnigen großen centralen Nucleolen der Fig. 16 (z. B. bei *c*) aus den doppeltheiligen dadurch entstanden sind, dass in ihnen auch der letzte Rest der rothen Substanz, welche sich von den reifen (durchweg rothen) Nucleolen in den doppeltheiligen Nucleolen noch erhalten hat, ebenfalls noch sich in körnig-violette Nucleolarmasse differenzirt hat. Öfter trifft man noch Nucleolen, welche direkt als Übergangsformen zwischen beiden Arten von Nucleolen, d. h. einerseits den doppeltheiligen, andererseits den ausschließlich violett-körnigen aufgefasst werden können. So zeigt z. B. in dem großen doppeltheiligen Nucleolus *c* der Fig. 21 von Taf. XXXVI der rothe Abschnitt nicht mehr die typisch knallrothe Färbung, sondern nur noch einen rosa Ton und gleichzeitig schon eine deutlich fädige resp. netzige Struktur, gleich dem größeren violetten Abschnitt, während in dem doppeltheiligen Nucleolus *a* derselben Fig. 21 von dem ebenfalls schon stark verblassten rothen Abschnitt zwei Reihen schwach rother Körnchen in den violetten Abschnitt ausstrahlen und sich hier allmählich verlieren. In den meisten Fällen ist aber der rothe Abschnitt der zweitheiligen Nucleolen, wie in Figg. 16—19, intensiv roth und von fast homogenem Aussehen und gegen die violette körnige Partie scharf abgesetzt, so dass er der letzteren gegenüber wie ein ganz selbständiger Nucleolartheil erscheint, ähnlich wie der Kern im Zellleib. Ich glaube auch nicht, dass in den in Figg. 16—19 wiedergegebenen doppeltheiligen Nucleolen später ein Übergang der rothen Substanz in violette erfolgt, sondern halte es für wahrscheinlicher, dass eine Trennung des rothen und violetten Nucleolartheiles stattfindet, in dem Sinne, dass der letztere durch fortgesetzte Theilung, wie sie ja oft zu beobachten ist (cf. oben p. 583 und z. B. Figg. 16 und 18 *b* auf Taf. XXXVI), in Nucleinkörper zerfällt, während der rothe zu einer neuen Nucleolengeneration heranwächst resp. heranreift, um erst später in Nucleinkörper sich aufzulösen, worauf ich weiter unten noch einmal ausführlicher zurückkomme.

So eigenartig diese doppeltheiligen Nucleolen auf den ersten Blick erscheinen, so stehen sie doch nicht ganz unverbunden gegenüber den anderen Auflösungsformen der Nucleolen da. So haben wir ja für den Kern der Fig. 1 der Taf. XXXVII oben (p. 577 ff.) die Beobachtung konstatirt, dass bei der Theilung des Nucleolus nicht nur das oft breite Verbindungsstück, sondern auch das eine Tochterstück

heller und gleichzeitig deutlicher fädig resp. netzig wird (z. B. bei *b* und *o*), so dass hier gewissermaßen auch schon in gleichem Sinne ein doppeltheiliger Nucleolus vorliegt. Auch in den Entwicklungsstadien, die durch sehr viele doppeltheilige Nucleolen ausgezeichnet sind, kommen neben diesen bisweilen solche Theilungsfiguren vor, wie z. B. in Fig. 16 der Taf. XXXVI bei *d* und in Fig. 21 der Taf. XXXVI bei *b*. Und unter diesen finden sich hin und wieder Theilungsformen, welche leicht zu den doppeltheiligen Nucleolen hinüberleiten, so in Fig. 21 der Taf. XXXVI. Während hier bei dem Nucleolus *e* beide Theilstücke fast gleich dunkelroth und fast homogen, jedenfalls noch ganz unbestimmt strukturirt erscheinen, ist in dem Nucleolus *b* das eine größere und obere Tochterstück sammt dem breiten Verbindungsstück bedeutend heller roth und gleichzeitig deutlich fädig resp. netzig geworden. Denkt man sich die fädig strukturirten Theile dieses Nucleolus *b* violett werden, dann haben wir einen doppeltheiligen Nucleolus vor uns, ähnlich dem Nucleolus *c*, der zwischen den beiden Nucleolen *e* und *b* liegt.

Eine Modifikation dieser doppeltheiligen Nucleolen zeigt uns der in Fig. 20 der Taf. XXXVI abgebildete Kern. Auch hier sehen wir, besonders im Inneren des Kerns, mehrere Nucleolen (*a*, *c*), die noch größer sind als die centralen zweitheiligen Nucleolen der Fig. 16 von Taf. XXXVI und gleich diesen aus einem kleineren, meist central befindlichen, dunkelrothen und aus einem bei Weitem größeren violetten Abschnitte bestehen, nur mit dem Unterschiede, dass der letztere nicht in feine Körnchen, sondern in bedeutend größere Kügelchen von ziemlich gleicher Größe zerfallen ist, welche besonders peripher auftreten und mehr oder weniger deutlich ketten- resp. perlschnurartig angeordnet sind, wie dies besonders bei dem mehr oberflächlich getroffenen Nucleolus *b* deutlich hervortritt. Wir haben hier offenbar eine ähnliche Erscheinung vor uns, wie wir sie am Anfange dieses Kapitels für das große dotterhaltige Hämatoxylinei der Fig. 1 *B* von Taf. XXXV konstatirt haben, d. h. es hat sich die Hauptmasse des Nucleolus peripher koncentrirt und dann in Stücke zerlegt. Auch bei *d* (Fig. 20) liegt offenbar ein solcher großer Nucleolus vor, nur sind die kleinen Theilstücke schon in starker Ablösung von einander begriffen und erscheinen zum Theil eher als freie Nucleinkörper.

Ganz ähnliche Verhältnisse haben wir oben schon bei dem Hämatoxylinkern der Fig. 13 von Taf. XXXV vorgefunden, welcher in der Größe dem Kern der Fig. 20 der Taf. XXXVI nahe kommt. Auch hier sehen wir bei *f* eine vielfach gewundene und theilweise

zerrissene Perlschnur von Gliedern, welche in der Stärke wie in der Form genau mit den Theilstücken des großen zweitheiligen Nucleolus der Fig. 20 der Taf. XXXVI übereinstimmen und in ihrer Anordnung theilweise die Umrisse eines solchen großen Nucleolus noch wiederholen. Kombinirt man die Bilder mit einander, d. h. die Perlschnur *f* der Fig. 13 von Taf. XXXV mit den Perlschnüren der Nucleolen *a*, *b*, *c* der Fig. 20 von Taf. XXXVI, so kommt man, wie schon oben bemerkt, zu der Auffassung, dass hier eine Auflösungsform vorliegt, wie sie CARNOY oft beobachtet hat, nämlich endogen in einem reifen großen Nucleolus entstandene Perlschnüre, welche frei werden und später in ihre einzelnen Glieder, das sind die Nucleinkörper, zerfallen, wenn auch die bezüglichen Bilder CARNOY's ganz anders aussehen wie die Perlschnüre der Fig. 20 (Taf. XXXVI).

Offenbar sind auch die großen doppeltheiligen Nucleolen (z. B. *a* und *c*) des Kerns der Fig. 20 von Taf. XXXVI aus reifen, durchweg gleich rothen Nucleolen hervorgegangen und die rothen Partien dieser doppeltheiligen Nucleolen stellen wieder nur die unverändert gebliebenen Theile des reifen Nucleolus dar. Bisweilen treten mehrere rothe Stücke auf, einige Mal (z. B. bei *c*) traf ich auch im Centrum der kleinen violetten peripheren kugeligen Theilstücke ein kleines rothes Korn. Beim Zerfall der doppeltheiligen Nucleolen in die kleineren Stücke kann sich also, ganz ähnlich wie wir es bei den doppeltheiligen Nucleolen der Figg. 16—19, Taf. XXXVI, gesehen haben, auch hier die rothe Nucleolarsubstanz betheiligen.

In Fig. 20 der Taf. XXXVI liegt links neben dem Nucleolus *c* diesem ein zweitheiliger Nucleolus im Sinne der Figg. 16—19 von Taf. XXXVI so dicht an, dass die Vermuthung nahe liegt, es sei ein Theilstück des letzteren. Derartig zweitheilige kleinere Nucleolen treten in sehr großer Menge und sehr wechselnder Größe und Form allenthalben besonders an der Peripherie des Kerns der Fig. 1 auf, ganz ähnlich wie in Fig. 16 der Taf. XXXVI.

Ich habe oben für den größten Jodgrünfuchsinkern (Fig. 1 von Taf. XXXVII) betont, dass die großen reifen Nucleolen sehr oft eine dunkelrothe, gerüstartig gebaute Substanz und eine hellere Zwischensubstanz von oft vacuolenartigem Aussehen unterscheiden lassen. Dasselbe gilt auch für alle jüngeren Entwicklungsstadien bis herab zu den allerjüngsten grünkernigen Eiern, wie dies besonders deutlich die Figg. 11—15 der Taf. XXXVI demonstriren. Auf die Erklärung dieser Strukturen will ich erst weiter unten nach Besprechung des *Cobitis*-Eies eingehen, weil hier die Verhältnisse noch klarer liegen.

Was die **Neubildung** von Nucleolen betrifft, so nimmt Carnoy (cf. oben p. 562) an, dass sie in der Mehrzahl der Fälle aus den kleinen Nucleinkörpern in der Weise hervorgehen, dass diese sich in großer Anzahl vereinigen und oft derartig mit einander verbacken, dass die jungen Nucleolen ganz homogen aussehen. Mehrere derartig entstandene Nucleolen können dann noch zu größeren, oft sehr großen Nucleolen zusammentreten. Ich kann diese Angaben Carnoy's nicht direkt durch die Beobachtung bestätigen, wohl aber eine Anzahl Befunde anführen, die für die Richtigkeit der Carnoy'schen Auffassung mir zu sprechen scheinen. Durchmustert man in den großen dotterhaltigen Eiern die Randpartien des Kerns, so entdeckt man hier, wie z. B. in Fig. 1 *B* der Taf. XXXV, allenthalben sehr verschieden große Nucleolen, welche aber niemals den Durchmesser der centralen großen reifen erreichen und niemals in Theilung wie diese letzteren begriffen, sondern stets kugelrund sind, ferner stets ganz strukturlos und nach Hämatoxylinfärbung gleichmäßig schwarz erscheinen. Je näher sie der Peripherie des Kerns liegen, desto größer sind sie durchschnittlich. Carnoy giebt an, dass die jungen Nucleolen im Centrum des Kerns entstehen, von hier aus zur Peripherie wandern und hier heranwachsen. Wir haben es also offenbar mit den eben beschriebenen kleinen peripheren Nucleolen mit einer jungen Nucleolengeneration zu thun. Carnoy beobachtete in der Längsachse seiner im Centrum des Kerns gelegenen Flaschenbürsten etc. mitten zwischen den kleineren diese hauptsächlich zusammensetzenden Nucleinkörpern größere Nucleinkugeln und deutet diese als die junge Nucleolengeneration. Diese Angabe kann ich für den Frosch bestätigen. Fig. 6 von Taf. XXXV zeigt uns z. B. bei *a* eine solche feinkörnige Perlschnur mit mehreren eingestreuten gröberen Kugeln. Bei genauerer Betrachtung der kleinen, peripher im Kern auftretenden Nucleolen konnte ich ferner sehr oft konstatiren, dass sie dicht mit kleinen gleich schwarzen Nucleinkörpern besetzt waren, die ihnen oft wie kleinste Knospen anhingen (Fig. 1 *B* bei *s*). Da die kleinen peripheren Nucleolen aber zweifelsohne wachsen, wie ihre stetige Größenzunahme nach der Peripherie des Kerns zu beweist, so kann man es in den ihnen außen ansitzenden kleinen Nucleinkörpern wohl kaum mit sich ablösenden kleinsten Knospen zu thun haben, sondern näher liegt die Auffassung, dass diese kleinen Nucleolen, wie sie wahrscheinlich aus kleinsten Nucleinkörpern entstanden sind, bei ihrem Wachsthum noch weitere Nucleinkörper in sich aufnehmen.

Sind diese kleinen peripheren Nucleolen nun wirklich eine junge

Generation, die aus Nucleinkörpern entstanden ist und an der Peripherie erst allmählich heranreift, so können sie nach Jodgrünfuchsinfärbung nicht schon die typische knallrothe Färbung der großen reifen centralen Nucleolen annehmen, sondern müssen eher in ihrem Farbenton noch ihre Entstehung aus den violetten Nucleinkörpern verrathen. Und dies ist in der That der Fall. Sie zeigen nämlich öfter einen ganz eigenartigen rosa Farbenton an, welcher sie ebens owohl von den großen centralen intensiv rothen reifen Nucleolen als von deren violetten Knospen unterscheidet und als Bildungen sui generis charakterisirt. Erst wenn diese kleinen peripheren Nucleolen wieder in das Centrum zurückwandern, nehmen sie wahrscheinlich den rothen Ton an, welcher die reifen großen centralen Nucleolen stets typisch auszeichnet.

Neben dieser von den Nucleinkörpern ausgehenden Neubildung von Nucleolen nimmt CARNOY noch eine zweite Art der Entstehung an, welche er aber als seltener bezeichnet. Er beobachtete nämlich öfter, dass die Knospen reifer Nucleolen nach ihrer Ablösung von letzteren direkt zu einer neuen Nucleolengeneration heranwuchsen. Besonders konstatirte er dies von den gestielten Knospen von der Art, wie ich sie in der Fig. 22 der Taf. XXXVI bei *c* abgebildet und auf der hier wiedergegebenen Entwicklungsstufe des Eies oft beobachtet habe. Diese gestielten meist sehr kleinen Knospen zeigten stets dasselbe intensiv rothe Aussehen wie die Mutternucleolen und bewiesen so (cf. oben p. 581 ff.) aufs deutlichste, dass die Violettfärbung gewisser Knospen, d. h. aller derjenigen, welche sich in Nucleinkörper auflösen, nicht lediglich auf ein durch ihre Kleinheit bedingtes schnelleres Entziehen des Farbstoffes zurückzuführen ist, sondern auf eine stoffliche Veränderung, zumal die hellen Knospen oft verhältnismäßig ziemlich groß sind. Die gestielten dunkelrothen Knospen treten nicht selten an einem Mutternucleolus in größerer Menge auf, wie bei *e* in Fig. 22, so dass das Ganze dann wie Basiden mit Sporen aussieht, ein Vergleich, der schon von CARNOY gezogen worden ist (cf. oben p. 562).

Ich habe oben wiederholt, d. h. für die verschiedensten Entwicklungsstadien hervorgehoben, dass neben den violetten Knospen, deren Auflösung ich weiter verfolgen konnte, oft andere zur Abschnürung kommen, welche mit dem Mutternucleolus in der Färbung genau übereinstimmen, d. h. entweder gleich dunkelroth (Jodgrünfuchsin) oder gleich dunkelschwarz (Hämatoxylin) wie dieser aussehen, aber oft nicht gestielt sind. Es wäre wohl denkbar, dass

auch von diesen manche direkt zu einer neuen Nucleolengeneration heranreifen, wie es CARNOY von den gestielten gleich intensiv gefärbten Knospen angiebt.

Ein Gleiches möchte ich schließlich von den dunkelrothen Abschnitten der doppeltheiligen Nucleolen, wie sie die Figg. 16—22 von Taf. XXXVI zeigen, annehmen. Ich betonte oben bereits, dass dieselben sich scharf von dem violetten körnigen Abschnitt absetzen und in dem doppeltheiligen Nucleolus meist den Eindruck eines ähnlich selbständigen Theiles machten, wie der Kern in der Zelle (cf. bes. Fig. 19 von Taf. XXXVI), ferner, dass der größere violette körnige Abschnitt sich oft lostrennt, um weiter zu zerfallen und sich schließlich im Nucleinkörper aufzulösen. Von dem zurückbleibenden dunkelrothen Theil halte ich es nun gar nicht für unmöglich, dass er sich ähnlich verhält, wie die gleich dunkelroth färbbaren eben beschriebenen gestielten Knospen (*e* in Fig. 22 von Taf. XXXVI), d. h. den Ausgangspunkt einer neuen Nucleolengeneration bildet und erst später in Nucleinkörper zerfällt. Eben so ist es mir noch sehr fraglich, ob die großen rothen Nucleolen der in den Figg. 11—15 auf Taf. XXXVI wiedergegebenen Entwicklungsstadien vollständig in der Bildung von Knospen, wie wir sie beobachten, aufgehen; für viel wahrscheinlicher halte ich es, dass nur ein Theil ihrer Substanz als Knospen sich ablöst, sie selbst aber in ihrer Hauptmasse erhalten bleiben. Sie würden sich dann in der größten Übereinstimmung mit dem Hauptnucleolus der uninucleolären Eikerne, z. B. der Säugethiere und der gleich gebauten, d. h. ebenfalls uninucleolären Gewebskerne befinden, worauf ich bald ausführlicher zurückkommen werde. Wir hätten also dann die interessante Thatsache konstatirt, dass die Nucleolen der alten Generation in manchen Fällen nur theilweise sich auflösen, d. h. in Nucleinkörper zerfallen, zum anderen Theil aber erhalten bleiben und in die neue Generation direkt übergehen. Da CARNOY selbst der Ansicht huldigt, dass die gestielten Knospen oft direkt zu neuen Nucleolen heranwachsen, so muss er also selbst auch zugeben, dass Theile der alten Generation in die neue direkt übertreten und so die verschiedenen Nucleolengenerationen in unmittelbarem Zusammenhang stehen können und nicht immer selbständige, d. h. aus den Nucleinkörpern neu entstandene Bildungen darstellen, so dass also sehr wohl eine ununterbrochene Verbindung zwischen dem Kernfaden des jüngsten Eistadiums und den Chromo-

somen der Richtungskörper reifer Eier bestehen könnte, eine Auffassung, die CARNOY aber sehr energisch bekämpft.

Nach CARNOY können drittens bisweilen auch die kleinen Auflösungskügelchen direkt selbständig zu Nucleolen heranwachsen. Auch dies halte ich für wahrscheinlich, da man besonders in vielen Gewebskernen einerseits von den kleinen Nucleinkörpern alle Übergänge in der Größe bis zu den Nucleolen findet und andererseits diese letzteren oft keine Andeutung einer körnigen Struktur aufweisen, sondern ganz homogen aussehen, also wenig für die Annahme sprechen, dass sie durch Zusammenballen von Nucleinkörpern entstanden sind, worauf ich später noch zurückkommen werde.

Zum Schluss will ich noch kurz der allerjüngsten Eikerne gedenken, deren Nucleinkörper nach Jodgrünfuchsinbehandlung sich nicht violett, sondern intensiv grün färben, d. h. (cf. oben zweites Kapitel) sehr phosphorhaltig sind (cf. Figg. 1—7, Taf. XXXVI). Sie zeigen bezüglich der Nucleolen genau dieselben Verhältnisse, wie wir sie eben für die älteren Entwicklungsstadien kennen gelernt haben. Auch bei ihnen treffen wir Nucleolen von gleich dunkelrother Farbe, auch hier sind diese oft in Theilung resp. Knospung begriffen (cf. Fig. 5, 6, 7) und können zwischen den Tochterstücken breitere deutlich fädige Verbindungsstücke (Fig. 6) entstehen. Auch hier zeigen die rothen Nucleolen oft eine deutliche Differenzirung in ein dunkleres Gerüstwerk und in eine helle, die Maschen erfüllende Masse von vacuolenartigem Aussehen. Neben diesen dunkelrothen Nucleolen treten, besonders zahlreich in den allerjüngsten Stadien, kleinere nucleolenartige, d. h. mehr oder weniger kugelförmige Bildungen von gleich dunkelgrünem Aussehen wie die Nucleinkörper auf (Fig. 1, 2, 6). Diese entsprechen offenbar den primären, d. h. aus dem Kernfaden entstandenen Nucleolen CARNOY's. Der große tinktionelle Unterschied zwischen den primären grünen und allen späteren rothfärbbaren Nucleolengenerationen und die sich daraus ergebende so verschiedene chemische Zusammensetzung beider ist aber CARNOY vollständig entgangen. CARNOY nimmt an, dass auch die primären Nucleolen wie alle späteren Nucleolengenerationen in Nucleinkörper zerfallen und diese erst wieder zu den sekundären dunkelrothen Nucleolen zusammentreten. In diesem Falle würde dann keine so wesentliche Veränderung mit den Nucleolen vor sich gehen, wie wir sie in den älteren Eiern bei der Auflösung der rothen Nucleolen in die violetten Nucleinkörper annehmen müssen. Nach den Erfahrungen, die ich bei den primären grünen Nucleolen und ihr Verhältnis zu den sekundären

rothen Nucleolen bei den Gewebskernen gemacht habe, worüber ich weiter unten noch berichten werde, ist es mir aber wahrscheinlicher, dass die primären grünen Nucleolen, ohne sich aufzulösen, ganz allmählich unter Veränderung ihrer stofflichen Zusammensetzung in die sekundären rothen übergehen. Bei den größeren dieser grünkernigen jüngsten Entwicklungsstadien der Kerne trifft man ebenfalls häufig neben den großen rothen Nucleolen noch die kleinen primären grünen Nucleolen, allerdings meist nur sehr vereinzelt (Fig. 6). Außer diesen trifft man aber oft noch gleich kleine Nucleolen, welche nur noch ganz schwach grün aussehen, oder einen Anflug von roth haben (Fig. 5). Möglicherweise haben wir es hier mit den Übergangsformen zwischen den primären grünen und sekundären rothen Nucleolen zu thun. Doch wäre es ja auch denkbar, dass es sich bei den gemischtfarbigen kleinen Nucleolen um kleine Knospen der größeren rothen Nucleolen handelt, die im Begriff sind, sich in Nucleinkörper aufzulösen (cf. oben).

In den Entwicklungsstadien, die noch jünger sind als diejenigen, deren Kerne in Figg. 1—7 wiedergegeben sind, vermisste ich jede Spur eines rothen Nucleolus, die Kerne enthielten hier nur noch grüne Nucleinkörper und gleich grüne primäre Nucleolen und stimmen hierin genau mit den verschiedenen Gewebskernen überein (cf. oben das zweite Kapitel).

Die rothe Nucleolarsubstanz ist also a priori im Eikern der Amphibien nicht vorhanden, sondern stellt eine sekundäre Bildung dar, die sich aus den grünen stark phosphorhaltigen Nucleolen resp. Nucleinkörpern entwickelt.

Die Übergangsformen zwischen den grünkernigen und violettkernigen Eiern (cf. Figg. 8 und 9 der Taf. XXXVI und oben p. 575) schließen sich bezüglich der Nucleolen vollständig den älteren Entwicklungsstadien an. Die kleinen rosa Nucleolen der Fig. 9 repräsentiren möglicherweise Knospen der größeren rothen, die im Begriff sind sich aufzulösen.

β. **Fische.**

(Taf. XXXVII, Fig. 3—13.)

Die Eier der Fische sind im Wesentlichen gleich gebaut denjenigen der Amphibien. Ich habe sie speciell bei *Cobitis* studirt und zwar, ehe ich mit Carnoy's Arbeit (cf. oben p. 563) bekannt geworden war. Die untersuchten Thiere waren theils in Alkohol, theils in Sublimat, theils in Chromsäure gehärtet. Die Sublimatexemplare wurden von mir

selbst fixirt und weiter konservirt. Die Alkohol- und Chromsäure-Stücke fand ich bereits in unserem Breslauer Museum vor, ich musste auf sie zurückgreifen, weil die Eier hier interessante Entwicklungsstadien zeigten, die die von mir konservirten Sublimatexemplare schon überschritten hatten. Die letzteren waren bereits älter und enthielten vorwiegend dotterhaltige Eier, die Alkohol- und Chromsäure-Thiere dagegen nur dotterfreie Eier und zwar letztere die jüngsten. *Cobitis* ist nach meinen Erfahrungen, wie ich schon oben betont habe, nicht entfernt ein so günstiges Objekt für das Studium der multinucleolären Eier als der Frosch. CARNOY warnt besonders vor Überhitzung der Objekte bei der Vorbereitung zum Schneiden. Beim Frosch habe ich diesbezüglich keine trüben Erfahrungen gemacht, wohl aber um so mehr bei *Cobitis*. Die Eier litten meist stark bei der Einschmelzung in Paraffin, selbst bei verhältnismäßig niederen Temperaturen, und die Schnittserien waren für das Studium der Kernstrukturen, besonders aber der Nucleolen, meist sehr wenig brauchbar. Namentlich gilt dies von den Alkohol-Thieren. Die Eier der letzteren habe ich daher fast ausschließlich in toto auf Zupfpräparaten der Ovarien untersucht. Lässt man diese lange in Glycerin, so werden sie ausgezeichnet durchsichtig, so dass man fast alle Nucleolen eines Eies deutlich erkennen kann. Leider haben diese Präparate aber den Nachtheil, dass die differenzirende Färbung der Jodgrünfuchsinbehandlung theilweise verloren geht, wie wir bereits aus dem methodischen Theil wissen. Namentlich trifft dies für die Nucleolen zu. Sie verlieren fast ganz das knallrothe Aussehen, das sie durch die Jodgrünfuchsinbehandlung ursprünglich bekommen und bei Einschluss in Kanadabalsam auch dauernd behalten, wie uns dies die gleich gebauten Eier der Amphibien gezeigt haben (cf. Taf. XXXVI und XXXVII), sie verblassen derartig in Glycerin, dass sie sich im Farbenton nur wenig von den Nucleinkörpern unterscheiden.

Bezüglich der letzteren kann man dagegen auch auf diesen Glycerin in toto-Präparaten dieselbe Beobachtung machen, die wir schon für die Froscheier konstatirt haben und oben im zweiten Kapitel als allgemein für die Gewebskerne geltende Regel kennen gelernt haben, dass sie nämlich in den allerjüngsten Kernstadien ungleich phosphorhaltiger sind als in den älteren (cf. Fig. 3*a* und Fig. 4 von Taf. XXXVII). Je älter die Thiere werden, desto mehr verliert sich das Grün und macht einer Violettfärbung der Nucleinkörper Platz (cf. Fig. 3*a*—3*e* von Taf. XXXVII), ähnlich derjenigen, die wir auch beim Frosch

nach Sublimathärtung als typisch für die Nucleinkörper älterer Eier kennen gelernt haben (cf. Taf. XXXVI und XXXVII).

Im jüngsten Ei *a* der Fig. 3 tritt ein großer Nucleolus scharf hervor. Auf den ersten Blick erscheint er grün, gleich den kleinen Nucleinkörpern. Bei genauerem Zusehen lässt er aber in seinem Centrum eine schwach röthliche Färbung erkennen, nur in der Peripherie erscheint er ausgesprochen grün. Auch bei den beiden etwas größeren Eiern *b* und *c* treten in einigen Nucleolen ähnliche Verhältnisse noch zu Tage. In der weiteren Entwicklung der Eier verliert sich aber diese Differenzirung und die Nucleolen zeigen dann durchweg einen gleichmäßigen Farbenton, Anfangs, d. h. in den noch kleineren Eiern (Fig. 1 *d*) einen mehr violetten, zuletzt, d. h. in den größten Eiern (Fig. 1 *e*) eine mehr röthliche Farbennuance. Dasselbe gilt für den Frosch. Auch hier trifft man in den jüngsten Eiern von etwa dem Stadium der Figg. 1—4 von Taf. XXXVI in Glycerinpräparaten die Nucleolen oft mit deutlich grünem Rand und rothem Inneren. Bei stärkerer Verblassung in Glycerin verschwindet das Roth im Inneren stark, während das Grün sich erhält, so dass die Nucleolen oft fast durchweg grün aussehen, weil auch das Innere durch die durchschimmernde grüne Randzone und die im Schnitt darunter (oder darüber) liegenden Nucleinkörper einen grünen Ton gewinnt. Diese Differenzirung findet man in älteren Stadien nie. Hier werden die Nucleolen beim Verblassen durchweg hellrosa bis violett aber niemals grün, es bestehen also zwischen den Nucleolen der etwas jüngeren Eier und den Nucleolen der älteren Eier Unterschiede, die im Kanadabalsam nach Alkoholdifferenzirung nicht hervortreten.

Ganz ähnliche Verhältnisse, d. h. wieder in gleichem Sinne doppelfärbbare Nucleolen, werden wir später noch bei verschiedenen Gewebszellen, besonders wieder in den jüngsten Entwicklungsstadien, vorfinden. Es handelt sich wahrscheinlich in allen diesen Fällen um Übergangsformen zwischen den grünen und rothen Nucleolen, wesshalb ich auch bei den Amphibien einen direkten Übergang der grünen, d. h. primären Nucleolen in die rothen, d. h. sekundären Nucleolen oben angenommen habe (cf. oben p. 592).

Die Alkoholexemplare zeigten weitaus die Mehrzahl der Eier auf etwa dem Entwicklungsstadium, wie es das Ei Fig. 3 *e* von Taf. XXXVII darstellt. Eier von der Größe und Färbung, wie sie das Ei Fig. 3 *d* zeigt, waren eben so wie die allerjüngsten der Figg. 3 *a*, *b*, *c* nur sehr selten. Die Alkoholexemplare enthielten also, wie

schon oben bemerkt, nur dotterlose Eier. In diesen zeigten nun die Nucleolen sehr eigenartige Strukturverhältnisse, sehr verschieden von den beim Frosch geschilderten. In Figg. 5 und 6 der Taf. XXXVII habe ich die Kerne zweier Eier von etwa der Entwicklungsstufe des Eies der Fig. 3 *e* wiedergegeben, in Fig. 5 bei ungefähr gleich starker Vergrößerung wie die Figuren vom Frosch auf Taf. XXXVI und XXXVII, in Fig. 6 stärker vergrößert; Figg. 7 und 8 von Taf. XXXVII stellen einzelne Nucleolen eines dritten gleichalterigen Eies dar, ebenfalls bei stärkerer Vergrößerung. Fig. 5 wurde eben so wie Figg. 3 *a*—3 *e* gezeichnet, lange ehe ich mit CARNOY's Untersuchung bekannt wurde, Figg. 6—8 dagegen mehr als zwei Jahre später, als ich bereits die Amphibien auf die Angaben CARNOY's hin untersucht hatte. Alle drei stammen aus demselben Zupfpräparat. Als Figg. 3 *a*—3 *e* und 5 gezeichnet wurden, waren die Farben noch frisch, wenn auch die typische Rothfärbung der Nucleolen in Folge der Einwirkung des Glycerins schon geschwunden war, wesshalb ich die Farben auch hier in die Zeichnung aufgenommen habe. Später verblichen die Präparate aber derartig, dass ich es vorzog Figg. 6—8 einfarbig wiederzugeben. Betonen möchte ich aber hier noch einmal, dass diese lange in Glycerin aufbewahrten Zupfpräparate, wenn sie auch stark verblasst waren, doch den großen Vorzug hatten, dass sie sehr durchsichtig wurden und alle feineren Strukturverhältnisse der Nucleolen außerordentlich scharf hervortreten ließen.

Die Nucleolen erscheinen überall (Figg. 5—8, Taf. XXXVII) stark vacuolisirt. Zwar haben wir auch in den Nucleolen vom Frosch vacuolenartige Räume kennen gelernt, aber nie waren sie so stark ausgebildet, wie hier, und nirgends stach die die Vacuolen begrenzende Nucleolarsubstanz mit solcher Schärfe hervor, wenigstens nicht im ruhenden Nucleolus, nur bei der Theilung der Nucleolen trat sie bisweilen auch beim Frosch gleich deutlich zu Tage (cf. Figg. 1 und 2 von Taf. XXXVII).

Das Verhältnis zwischen den helleren vacuolenartigen und den dunkleren sie begrenzenden Partien ist bei den verschiedenen Nucleolen von *Cobitis* etwas wechselnd: bald sind die ersteren ausgebildeter, bald die letzteren, dem entsprechend stechen entweder jene oder diese deutlicher hervor.

In der Mehrzahl der Fälle (Figg. 6—8 von Taf. XXXVII) erscheinen die dunkleren Partien als ein deutliches und sehr verschieden dichtes Netzwerk, dessen Maschen den hellen vacuolenartigen Räumen entsprechen. Bisweilen sehen die hellen Partien aber nicht

wie mehr oder weniger rundliche vacuolenartige Räume, sondern wie langgestreckte, vielfach mit einander kommunicirende Spalten und in Folge dessen die dunkleren Partien weniger wie ein engmaschiges Netzwerk, sondern theils wie bald längere bald kürzere gesondert ziehende grobe Fäden, theils wie gleich starke Körnchen aus, was die Figg. 7 und 8 zu demonstriren suchen. Doch muss ich bemerken, dass die Verhältnisse meist so komplicirt erscheinen, dass es fast unmöglich ist, sie absolut naturgetreu wiederzugeben.

Im Gegensatz zu dieser Art Nucleolen findet sich in gewissen Eiern ein zweiter Typus, dadurch ausgezeichnet, dass die dunkle Nucleolarsubstanz gegenüber der hellen stark zurücktritt (Fig. 5). Die letztere zeigt dann gleichzeitig stets ein ausgeprägt vacuolenartiges Aussehen, d. h. sie erscheint als allseitig scharf begrenzte kugelige Räume von oft sehr wechselnder Größe, und die dunklen, die Vacuolen begrenzenden Partien sehen nicht fädig aus, sondern man gewinnt den Eindruck, als wenn die Nucleolarsubstanz durch Vacuolen vollständig regel- und formlos zerklüftet wäre. Oft kommt eine Vacuole zu besonders starker Entwicklung und dominirt bisweilen derartig, dass sie den größten Theil des Nucleolus ausmacht (Fig. 5). Entweder liegt diese »Hauptvacuole« central und ist rings von der dunkleren, von feineren Vacuolen durchsetzten Nucleolarsubstanz umgeben, oder sie ist excentrisch gelagert und die dunkle Partie erscheint dann halbmond- bis sichelförmig (Fig. 5). Zwischen beiden Zuständen finden sich alle Übergänge. Oft ist bei excentrischer Lage der Hauptvacuole die verdünnte, d. h. dem Halbmond gegenüber liegende Wandschicht der letzteren noch ziemlich breit, in anderen Fällen erscheint sie nur noch als ganz dünne Linie, schließlich verschwindet sie ganz, mit ihr die Hauptvacuole und es erhalten sich nur die dunklen Nucleolarreste in Form bald eines Hufeisens, bald eines Füllhorns etc. (Fig. 6).

Bei einer dritten Art von Eiern derselben Entwicklungsstufe wie die eben beschriebene, welche zusammen mit den letzteren auf demselben Zupfpräparat vorkommen, erscheinen die Nucleolen nur im Centrum vacuolisirt, während ihre Peripherie homogen aussieht (Fig. 3 *e*). Je größer die Nucleolen in diesen Eiern sind, desto ausgebildeter tritt die Vacuolisirung auf, je kleiner sie sind, desto mehr tritt diese zurück, desto breiter ist die homogene Randzone, bis schließlich in den kleinsten Nucleolen sich helle Räume gar nicht mehr unterscheiden lassen (Fig. 3 *e*). So wenigstens erscheinen die Verhältnisse bei mittelstarker Vergrößerung. Untersucht man die größten Nucleolen der Art, wie sie Fig. 3 *e* bei x zeigt, bei sehr starker

Vergrößerung, so gewinnt man oft aber auch hier eher den Eindruck, dass es sich bei den hellen centralen Räumen meist nicht um wirkliche Vacuolen handelt, sondern um die Zwischenräume eines Körnchen- oder Fadensystems (= Fig. 7). Auch die periphere Randzone erscheint dann öfter nicht homogen, sondern undeutlich körnig strukturirt.

CARNOY beschreibt für die Amphibien sehr ähnliche Strukturen, wie ich sie eben für die Eier von *Cobitis* geschildert habe. Die Übereinstimmung vieler seiner Figuren mit den von mir gegebenen Bildern der Nucleolen von *Cobitis* ist theilweise eine ganz frappante, worauf ich gleich noch einmal zurückkommen werde. CARNOY sieht in diesen Strukturen eine Auflösung der Nucleolen in Fäden und deutet die die Vacuolen begrenzenden dunklen Nucleolenpartien als solche, wenngleich diese dunklen Partien in den von ihm gezeichneten Nucleolen der Amphibien meist eben so wenig wie z. B. bei den Nucleolen des in Fig. 5 der Taf. XXXVII wiedergegebenen *Cobitis*-Eies wie Fäden aussehen, sondern als sehr verschieden dicke formlose Massen erscheinen. CARNOY betont das Auftreten von großen Vacuolen, durch deren Platzen die Fäden frei werden sollen. Die großen Vacuolen haben wir auch bei *Cobitis* konstatirt, eben so ihr späteres Verschwinden (cf. Figg. 5 und 6). Ein Freiwerden der die Vacuolen begrenzenden Partien als Fäden, wie CARNOY es annimmt, habe ich aber nie beobachten können.

Ich betonte oben, dass in manchen Nucleolen (z. B. Fig. 7) die dunklen Partien deutlicher als Fäden oder Körnchen zu Tage treten. Diese Nucleolen zeigen eine gewisse Ähnlichkeit mit den doppeltheiligen Nucleolen vom Frosch, wie wir sie z. B. in den beiden Figg. 16 und 21 der Taf. XXXVI kennen gelernt haben. Auch hier zeigen die Nucleolen entweder durchweg oder zum größten Theil eine körnige resp. sogar fädige (Fig. 21 von Taf. XXXVI) Struktur, nur mit dem Unterschiede, dass die Körnchen resp. Fäden hier viel dichter liegen, als bei den Nucleolen von *Cobitis* (Fig. 7 von Taf. XXXVII), d. h. die hellen Zwischenräume sehr minimal sind. Die doppeltheiligen Nucleolen des Frosches sahen wir nicht sofort in die sie konstituirenden Körnchen sich auflösen, sondern erst durch Theilung in viele kleine Stücke zerfallen. Ein Gleiches ist möglicherweise auch bei den Nucleolen von *Cobitis* der Fall. Wenigstens trifft man neben den großen Nucleolen im Kern Fig. 6 der Taf. XXXVII sehr oft kleine Nucleolen von sehr mannigfaltiger Gestalt, bei denen es sich zweifelsohne wie beim Frosch um Theil-

stücke der großen Nucleolen handelt. Vielleicht ist auch die merkwürdige Form, die die großen Nucleolen oft zeigen, wie bei den Amphibien zum Theil auf bevorstehenden Zerfall zu beziehen.

Ähnlich stark vacuolisirt aussehende Nucleolen, wie sie bei *Cobitis* so häufig auftreten, sind beim Frosch selten, doch kommen sie bisweilen vor, wie dies der in Fig. 14, Taf. XXXVI, wiedergegebene Kern lehrt. Hier zeigt der Nucleolus *a* fast dasselbe Aussehen wie z. B. die Nucleolen des Eies Fig. 3 *e*, Taf. XXXVII von *Cobitis*. Niemals habe ich aber auch beim Frosch in diesem Falle eine Umwandlung der die Vacuolen begrenzenden dunkelrothen Partien in frei werdende Fäden beobachtet.

Erinnern möchte ich bei dieser Gelegenheit, dass auch beim Froschei Nucleolen mit großen centralen Vacuolen öfter auftreten. Wenigstens haben wir dies für die beiden großen Nucleolen in Fig. 10 und Fig. 11 *B* der Taf. XXXV als sehr wahrscheinlich angenommen (cf. oben p. 572). Das Vorkommen dieser beiden Nucleolenarten beim Frosch spricht dafür, dass auch bei *Cobitis* die auf den Alkoholzupfpräparaten zu beobachtenden gleichen Strukturen nicht künstlich sind.

Als ich die vacuolisirten Nucleolen der *Cobitis*-Eier auf den Zupfpräparaten zuerst sah, d. h. also lange bevor ich von Carnoy's Untersuchungen Kenntnis bekam, hielt ich die Vacuolen für Kunstprodukte, hervorgerufen durch die Alkoholkonservirung. Als ich aber bei genauerer Durchsicht dieser Präparate neben den Eiern mit stark vacuolisirten Nucleolen, oft diesen direkt benachbart, andere sah, von der Art, wie sie uns das Ei der Fig. 3 *e* der Taf. XXXVII zeigt, bei denen nur die größten Nucleolen und meist auch nur central, vacuolisirt waren, die kleineren Nucleolen dagegen ganz vacuolenfrei erschienen, genau wie alle Nucleolen der jüngeren Eier (cf. z. B. Fig. 3 *d*), da ferner auch die Chromsäure wie die Sublimatpräparate Vacuolen in den Nucleolen zeigten, so nahm ich die Nucleolen der Art, wie sie uns das Ei der Fig. 5 Taf. XXXVII zeigt, als präformirt an und zeichnete dieselben, allerdings mit einer ganz anderen Deutung der Strukturen, als Carnoy sie ihnen giebt. Ich glaubte nämlich, dass es sich lediglich um eine starke Vacuolisirung der Nucleolen handelte in dem Sinne, wie Häcker und Balbiani sie aufgefasst hat (cf. oben p. 559 ff.), zumal die gegenseitige Lagerung der Vacuolen, die Vertheilung der großen und kleinen, genau mit den Häcker'schen Befunden übereinstimmte. Auch Häcker giebt an, dass eine große Hauptvacuole im Inneren des Nucleolus entsteht, welche

von einem Kranz kleinerer Vacuolen umgeben wird, genau wie ich es in Fig. 5 der Taf. XXXVII für *Cobitis* gezeichnet habe. Auch er nimmt ein Ausfließen der großen Vacuole an. BALBIANI giebt sogar einen Ausflusskanal an, ähnlich wie ihn die Hauptvacuole des größten Nucleolus in Fig. 5 zeigt. Wenn auch bei manchen mit hellen Räumen erfüllten Nucleolen die ersteren nicht immer den Eindruck von deutlichen Vacuolen machten, so glaubte ich doch mit Rücksicht auf die große Schärfe, mit welcher diese in vielen Nucleolen wie z. B. in Fig. 5 auftraten, dass wir es überall in den hellen Räumen der Nucleolen mit wirklichen Vacuolen zu thun hätten. Als ich dann später, etwa zwei Jahre nachdem die Figg. 3—5 der Taf. XXXVII gezeichnet waren, CARNOY's Arbeit kennen lernte, war ich andererseits erstaunt über die ungemeine Ähnlichkeit vieler der von ihm gegebenen Nucleolenbilder der Amphibien mit denjenigen der Figuren von *Cobitis*: wiederum dieselbe Lagerung der großen Vacuole, die halbmond bis sichelförmige Anordnung der dunklen von schwachen Vacuolen durchsetzten Nucleolarsubstanz bei excentrischer Lagerung der Hauptvacuole, dieselbe Form der kleinen Vacuolen, welche CARNOY genau so scharf begrenzt und rundlich zeichnet, wie sie Fig. 5 zeigt. Bei nochmaliger Durchsicht meiner Präparate überzeugte ich mich nun, dass in der That in vielen Fällen keine bläschenförmigen Vacuolen, sondern eine fädige resp. netzige Umwandlung der Nucleolen selbst vorliegt und die vermeintlichen Vacuolen in vielen Fällen nur die Zwischenräume dieses Faden- resp. Netzwerks darstellen (cf. Figg. 7 und 8). Dagegen habe ich auch heute noch nicht die Überzeugung gewonnen, dass es sich beim Sichtbarwerden heller vacuolenartiger Räume stets nur um die Zwischenräume eines Fadensystems handelt, das später frei wird, mit anderen Worten, ich glaube, dass in der That Vacuolen im Sinne HÄCKER's und BALBIANI's in den Nucleolen entstehen können, ohne dass ein Zerfall der Nucleolarsubstanz in Fäden erfolgt. Wir können uns sehr wohl vorstellen, dass bei starker Entwicklung der Vacuolen durch Verschmelzung derselben zu langen Saftkanälen oder Spalten schließlich eine fädige resp. netzige Struktur der Nucleolarsubstanz erzeugt wird. Ich möchte aber bezweifeln, dass bei Nucleolen von der Art, wie sie Fig. 5 von *Cobitis* zeigt, und ähnlich sie CARNOY abbildet, es sich stets lediglich um eine fädige Auflösung der Nucleolen im Sinne CARNOY's handelt.

CARNOY giebt an, dass bei der Auflösung der Nucleolen ein Sekret frei wird, das in den Zellleib diffundirt und bei der Entstehung des Dotters mitwirkt. Nehmen wir an, dass dieses Sekret der in

den vacuolenartigen Räumen enthaltenen Flüssigkeit entspricht, dann lässt sich die Häcker-Balbiani'sche Auffassung mit der Carnoy'schen wenigstens theilweise vereinigen.

Dass thatsächlich Vacuolenbildungen ohne gleichzeitige fädige Auflösung der Nucleolen vorkommen kann, beweisen die Befunde der älteren dotterhaltigen Eier von *Cobitis*, zu denen ich jetzt übergehe.

Sehr interessant nach dieser, wie auch noch nach verschiedenen anderen Richtungen, wie wir gleich sehen werden, ist das in Fig. 9 *B* der Taf. XXXVII theilweise wiedergegebene, dotterhaltige, in Sublimat gehärtete *Cobitis*-Ei, das einer Schnittserie entnommen ist, die mit Pikrokarmin behandelt war. Das Ei ist zwar schon stark dotterhaltig, befindet sich aber noch nicht auf der Höhe der Dotterbildung, was schon aus den Dotterkugeln selbst ersichtlich ist, die bei den ältesten, am Ende der Dotterbildung befindlichen, Eiern anders gestaltet sind, worauf ich aber hier nicht näher eingehen will. Die Nucleolen befinden sich in sehr verschiedenen Stadien der Vacuolenbildung. Dass es sich bei den die Vacuolen begrenzenden Nucleolarpartien nicht um fädige Strukturen handelt, tritt besonders bei den nur wenig Vacuolen enthaltenden Nucleolen klar zu Tage. Aber auch bei den stärker von Vacuolen durchsetzten Nucleolen sieht die Zwischensubstanz derselben ganz formlos aus, ähnlich wie bei den Nucleolen des in Fig. 5 der Taf. XXXVII gezeichneten dotterlosen Eies.

Die Vacuolen selbst erscheinen in Fig. 9 *B* als scharf begrenzte durchaus kugelige Räume. Gegen die Annahme, dass wir es in ihnen mit Kunstprodukten zu thun haben, sprechen zunächst die vielen ganz vacuolenfreien Nucleolen, die den vacuolisirten theilweise direkt benachbart liegen. Einen interessanten Fingerzeig für die Bedeutung der Vacuolen giebt das Vorkommen derselben nur in bestimmten Nucleolen. Sie finden sich nämlich fast ausschließlich lediglich in den Nucleolen derjenigen Kernseite, welcher das noch dotterfreie und offenbar in der Neubildung von Dotter fortfahrende Zellprotoplasma anliegt. Die Nucleolen der entgegengesetzten Kernseite, auf welcher das Protoplasma des Zellleibes bereits ganz in Dotterbildung aufgegangen ist und sich nur in spärlichen Resten zwischen diesen erhalten hat, sind fast ausnahmslos ganz frei von Vacuolen. Carnoy vertritt, wie schon öfter bemerkt, die Auffassung, dass bei der Auflösung der Nucleolen Stoffwechselprodukte frei werden, die in das Zellprotoplasma diffundiren und bei der Entstehung des Dotters betheiligt sind. Auch nach Häcker (cf. oben p. 559) soll der Inhalt der Vacuolen in den Zellleib übertreten und hier von Bedeutung

werden. Das Auftreten der Vacuolen ausschließlich in den Nucleolen der einen Kernseite, welche an das in der Erzeugung von Dotter noch besonders thätige Zellprotoplasma anstößt, scheint mir stark für einen Zusammenhang von Vacuolen und Dotterbildung zu sprechen in dem Sinne, wie ihn CARNOY von seinem Nucleolensekret annimmt.

Höchst interessant in diesem Ei ist ferner das Auftreten von festen geformten Inhaltskörpern der Vacuolen entsprechend den Nucleololen der Autoren. CARNOY zeichnet in Fig. 29 *A* seiner Taf. VII von *Triton* Nucleolen, welche in vacuolenartigen kugeligen hellen Räumen je ein grobes Korn enthalten und deutet diese Inhaltskörner als Nucleinkörper, die später frei werden und in das Kernplasma übertreten. Es liegt ja am nächsten in den Inhaltsgebilden der Vacuolen des in Fig. 9 *B* wiedergegebenen *Cobitis*-Eies ebenfalls solche Nucleinkörper zu vermuthen. Die Nucleololen treten hier bald als mehr oder weniger homogen aussehende Stücke von sehr verschiedener Form und Größe auf, bald erscheinen sie deutlich als Anhäufung von kleineren Körnern. A priori könnte man also wohl annehmen, dass es sich hier um körnig zerfallende Nucleolarsubstanz im Sinne CARNOY's handelt. Dagegen spricht aber die Färbung der Nucleololen. Auf den mit Pikrokarmin gefärbten Schnitten des Eies (Fig. 9 *B*) sehen nämlich die Nucleinkörper[1] braunroth aus, die Nucleolen ähnlich, aber mit stärkerem Hervortreten des rothen Tones, die Inhaltskörper der Vacuolen, die Nucleololen, haben aber einen ausgesprochen gelblich-grünen Ton, der im Kern sonst nirgends vorkommt. Dieser grünliche Ton der Nucleololen trat sowohl auf den frischen, wie den alten lange in Glycerin aufbewahrten Präparaten stets in gleicher Weise hervor. Die Nucleololen können also unmöglich Nucleinkörper darstellen. Eher erinnern sie durch ihre Farbe an den Zellleib, dessen Protoplasma eine mehr gelblich rothe Farbe zeigt, während die Dotterkugeln selbst ausgesprochen gelb tingirt sind. Ich stehe bezüglich dieser Nucleololen vor einem Räthsel. Sollte es sich bei ihnen vielleicht um ein festes Sekret der Vacuolen handeln, das in den Zellleib ausgestoßen wird und möglicherweise den Anstoß zur Dotterbildung giebt? Hierfür könnte die Thatsache sprechen, dass die Nucleololen ausnahmslos nur in den Vacuolen derjenigen Nucleolen auftreten, welche dem in der Neubildung von Dotterkugeln noch stark thätigem Zellplasma direkt benachbart sind. Übrigens beweist das Vorkommen der Nucleololen nur in bestimmten

[1] Die Kernstruktur ist etwas schematisirt, die Nucleolen sind dagegen bis in die feinsten Details genau wiedergegeben.

Nucleolen desselben Kernes, dass wir sie nicht als Kunstprodukte betrachten dürfen.

Die kleinsten, meist im Inneren des Kerns auftretenden Nucleolen sind auch hier (Fig. 9 *B*) wieder ähnlich wie bei den dotterlosen Eiern (Fig. 3 *e*) vacuolenfrei.

Zum Schluss seien noch ein paar Bemerkungen über die äußere Form des in Fig. 9 *B* dargestellten Eikerns gestattet. Wir sehen ihn allenthalben an seiner Oberfläche in Fortsätze verschiedener Stärke und Länge ausgezogen. Ich glaube in Übereinstimmung mit Fick[1], dass hier keine Kunstprodukte vorliegen, sondern dass der Kern amöboid beweglich ist. Denn das Zellprotoplasma, das, wie eben bemerkt, durch seine Färbung sich scharf von dem Kern unterscheidet, füllt die Räume zwischen den Zacken des Kerns ganz aus und tritt überall bis dicht an den Kern heran. Diese Kernfortsätze würden dann möglicherweise auf eine starke Betheiligung des Kerns bei den im Zellleib sich abspielenden Lebensvorgängen hinweisen, ähnlich wie es Korschelt für die Drüsenzellkerne beschrieben hat[2], wenn man nicht mit Fick annehmen will, dass sie der Bewegung des Kerns dienen.

Anm.: Ich will hier am Ende meiner eigenen Beobachtungen noch kurz der wichtigen Arbeit von O. Schultze[3] über die Reifung der Amphibieneier und Fick's diesbezüglicher Untersuchungen[4] gedenken.

Schultze hat die von mir beschriebenen Theilungen der Nucleolen theilweise auch schon gesehen, deutet sie aber nicht im Carnoy'schen Sinne, sondern glaubt, dass sie lediglich der Vermehrung der Nucleolen, resp. der schließlichen Auflösung derselben im Kernsaft dienen, indem er von den Nucleolen p. 195 schreibt: »Dass sie sich durch Theilung vermehren, kann keinem Zweifel unterliegen, denn nicht nur sind dieselben in ganz jungen Eiern größer und weniger zahlreich als in etwas älteren noch durchsichtigen Eiern, sondern die größeren Kernkörper weisen durch Einschnürung und Zerklüftung auf eine Vermehrung durch Theilung hin. Auch kann

---

[1] Fick, Mittheilungen über die Eireifung bei Amphibien. Verh. Anat. Ges. Tübingen. Ergänzungsheft zu Bd. XVI d. Anat. Anz.

[2] Korschelt, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrb. Bd. IV. 1891.

[3] O. Schultze, Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Amphibieneies. Diese Zeitschr. Bd. XLV. 1887.

[4] Fick, l. c.

man Gruppen kleinerer Kernkörperchen manchmal so dicht zusammen gelagert finden, wie Furchungskugeln auf weit vorgeschrittenem Stadium« .... »Ob die Theilung eine solche ist, deren Theilprodukte von Neuem wachsen, um, sich wieder theilend, neue Generationen zu erzeugen, kann ich zwar nicht entscheiden, doch kaum annehmen. Vielmehr möchte ich die Theilung auch bei diesen jungen Eiern für ein Lösungsphänomen halten, wie das bei der Reifung des Eies thatsächlich eintritt.«

In den älteren reifenden Eiern lässt er die kleinen Nucleinkörper gleich CARNOY und mir aus den Nucleolen hervorgehen und zu Fäden zusammentreten. Er sagt p. 198: »Die unmessbar feinen, die Mitte des centralen Haufens erfüllenden Körperchen, die ich, da man 1) häufig alle Übergänge findet von der Größe der stattlichen Kernkörperchen bis zu den kleinsten, 2) auch die Auflösung der großen Kernkörperchen in viele kleine beobachtet, und da 3) die kleinen Körperchen in dem Maße zunehmen, als die größeren abnehmen, für Zerfallprodukte der großen Kernkörperchen zu halten geneigt bin, findet man auf weiterem Stadium in gewundenen Fäden gruppirt. Man überzeugt sich, dass die Körnchen, die ich jetzt wohl Mikrosomen nennen darf, allmählich zur Erzeugung eines Fadenknäuels zusammentreten, der also nicht aus einem präformirten Kerngerüst entsteht, sondern sich direkt aus den winzigen Kernkörperchen heraus bildet«, er bemerkt aber gleichzeitig unter dem Text Folgendes: »Es könnten allerdings auch die Mikrosomen sich im Kernsaft oder sonst erst bilden; man muss das im Einverständnis mit STRASSBURGER auch für möglich halten. Dann könnte es der Fall sein, dass die wichtigen Substanzen des Kerns vor der Theilung hier den flüssigen Aggregatzustand durchmachen.

Auch die Thatsache, dass die kleineren Nucleolen, welche, wie wir wissen, entweder Theilstücke der Mutternucleolen oder junge heranwachsende Nucleolen darstellen, sich oft anders als die großen »reifen« Nucleolen färben, hat er richtig beobachtet, er deutet sie aber wesentlich anders als ich, in so fern er sie lediglich wieder mit der Auflösung der Nucleolen im Kernsaft in Zusammenhang bringt. Er schreibt diesbezüglich, nachdem er betont hat, dass die Substanz der Nucleolen sich durch Karmin intensiv roth färbt, auf p. 198/199: »jedoch machen von dieser starken Färbung diejenigen kleinen Körperchen eine Ausnahme, welche zwischen den Fadenschlingen eingelagert sind. Diese färben sich auffallend wenig; ich glaube dies aber nicht in der Weise auslegen zu müssen, dass wegen der geringeren

Färbbarkeit dieser Körperchen dieselben als chemisch verschieden zu betrachten seien von den großen Kernkörperchen. Die kleineren können auch als solche, die der Auflösung nahe stehen, weniger kompakt sein als die größeren«.

Die Vacuolen in den Nucleolen hält er für einen »unnatürlichen Zustand«, trotzdem er selbst schreibt: »Selbst in Schnittpräparaten, die mit den besten Fixirungsmitteln gewonnen sind, finden sich in den größten und kleineren Kernkörperchen diese Vacuolen regelmäßig in wechselnder Menge.«

Das Plastingerüst der Amphibieneier hat SCHULTZE nicht erkannt.

FICK[1] beobachtete ebenfalls, dass die von CARNOY beschriebenen Lampenbürsten etc. ähnlichen Chromatinfiguren aus den Nucleolen hervorsprossen, sowie, dass mehrere schubweise entstehende Generationen von Nucleolen und Chromatinfiguren nach einander auftreten, so dass also von einer »Kontinuität der individuellen Chromosomen vom Urei bis zu den Richtungschromosomen« keine Rede sein könnte (cf. aber meine Angaben oben auf p. 590). Auch FICK hält »die gewöhnlichen Nucleolen weder für Auswurfstoffe noch für Behälter von allen möglichen Reservestoffen, sondern für Nucleinspeicher oder Nucleinlaboratorien«.

b. Uninucleoläre Eier.

(Taf. XXXVIII, Fig. 1—12.)

Wesentlich anders, als die eben beschriebenen multinucleolären Eikerne sind die uninucleolären gebaut. Ich habe sie besonders bei den Säugethieren, speciell bei der Katze, näher untersucht und zwar fast ausschließlich nach Sublimathärtung, die hier ganz vorzügliche Dienste leistet. Gefärbt wurden sie theils in Jodgrünfuchsin, theils in Hämatoxylin (DELAFIELD), theils in Pikrokarmin.

Während bei den multinucleolären Eiern viele große durch Jodgrünfuchsin rothfärbbare Nucleolen auftreten, kommt hier stets nur ein einziger verhältnismäßig sehr großer gleich erythrophiler Nucleolus vor (Fig. 1, Taf. XXXVIII). Zwar enthält auch hier der Kern außer dem großen erythrophilen Nucleolus noch viele andere nucleolenartige Bildungen, diese treten aber in der Größe dem ersteren gegenüber stark zurück und zeigen, was die Hauptsache ist, ein färberisch wesentlich anderes Verhalten, indem sie bei Behandlung mit Jodgrün-

[1] FICK, l. c.

fuchsin meist einen hellvioletten Ton gleich den Nucleinkörpern (cf. oben das zweite Kapitel) annehmen. Sie gleichen also färberisch den zur Auflösung bestimmten Knospen, welche sich in den multinucleolären Eiern des Frosches von den großen rothen Mutternucleolen abschnüren (cf. Taf. XXXVI und XXXVII). Diese kleinen violett färbbaren Nucleolen des Katzeneies entsprechen den von FLEMMING (cf. oben p. 558) als Nebennucleolen bezeichneten Bildungen, der große intensiv roth färbbare Nucleolus dagegen dem Hauptnucleolus FLEMMING's. Was die Erythrophilie des letzteren betrifft, so gilt im Wesentlichen dasselbe für ihn, was ich von den erythrophilen großen Nucleolen der multinucleolären Eikerne gesagt habe, d. h. er gewinnt bei Jodgrünfuchsinfärbung sowohl nach der Glycerin- als Alkoholdifferenzirung (cf. oben p. 499 ff.) ein intensiv rothes Aussehen, verblasst aber bei längerem Liegen in Glycerin, während er dagegen in Kanadabalsam dauernd seine knallrothe Farbe behält. Doch scheint er noch zäher die rothe Farbe zurückzuhalten als die erythrophilen Nucleolen der multinucleolären Eier. Denn während diese bei längerer Einwirkung von absolutem Alkohol sich stets entfärben, so dass man bei der Differenzirung vorsichitg sein muss, habe ich die Eischnitte von der Katze öfter bis $^1/_2$ Stunde der Wirkung des absoluten Alkohols aussetzen können, ohne dass der Hauptnucleolus sein Roth abgab, namentlich dann, wenn die Schnitte vorher längere Zeit in Jodgrünfuchsin gelegen hatten. Der Hauptnucleolus verhält sich in dieser Beziehung genau wie die dicke Eimembran, welche im Farbenton stets eine auffallende Übereinstimmung mit dem Hauptnucleolus zeigt (Fig. 1, Taf. XXXVIII).

Bei Anwendung von Hämatoxylin zeigen die Nebennucleolen genau wie die Nucleinkörper eine dunkelblaue bis schwarze Farbe, während der Hauptnucleolus bisweilen einen Anflug von Roth aufweist, in Folge dessen er auch hier, ganz abgesehen dass er auch durch sehr bedeutende Größe ausgezeichnet ist, als besonderes Kernelement scharf hervorsticht. Auf den Hämatoxylinschnitten kommen ferner die dunkelschwarzen Nucleinkörper zu scharfer Unterscheidung gegenüber dem Plastin, das als fast farblose fein granulirte Masse erscheint, wie wir das aus dem dritten Kapitel bereits wissen, während nach Jodgrünfuchsinfärbung beide Kernelemente sich nur schwer von einander trennen lassen. In diesem Punkte stimmen also die uninucleolären Eier genau mit den multinucleolären überein (cf. oben p. 575).

Nach Pikrokarmin nehmen die Hauptnucleolen einen mehr gelblich rothen Ton an, die Nebennucleolen dagegen eine ausgesprochene

rothe Färbung und kommen auch hierin wieder den Nucleinkörpern gleich (cf. auf Taf. XXXIII, Figg. 24, 25 die uninucleolären Ganglienzellen, welche genau dasselbe Verhalten zeigen).

Was die jüngsten Eistadien der primären noch einschichtigen Follikel betrifft, so kehren hier ganz ähnliche Verhältnisse wieder, wie wir sie für die multinucleolären Eier kennen gelernt haben, d. h. die Nucleinkörper sind stark phosphorhaltig und färben sich durch Jodgrünfuchsin nicht violett wie bei den älteren Eiern, sondern deutlich grün (Fig. 2, Taf. XXXVIII). Der Hauptnucleolus dagegen bewahrt auch hier seine intensiv rothe Färbung. Noch jüngere Entwicklungsstadien ohne jede rothe Nucleolarsubstanz, wie ich sie bei den multinucleolären Eiern des Frosches beobachtet habe (cf. oben p. 592), konnte ich hier nicht konstatiren. Sie liegen wahrscheinlich im embryonalen Keimepithel. Selbst in den jüngsten primären Follikeln, d. h. denjenigen mit noch ganz plattem Epithel verhielt sich der Hauptnucleolus des Eies schon ausgesprochen erythrophil.

Ich habe auch die uninucleolären Eier auf die Richtigkeit der Carnoy'schen Auffassung von der Bedeutung der Nucleolen hin geprüft, doch stößt hier die Beantwortung dieser Frage auf ungleich größere Schwierigkeiten als bei den multinucleolären, speciell der Amphibien. Viele Befunde machen es aber sehr wahrscheinlich, dass sich in den uninucleolären Eiern ganz ähnliche Vorgänge abspielen. Es zeigen nämlich die Nebennucleolen nicht nur in den verschiedenen Entwicklungsstadien des Eies, sondern selbst bei Eiern ein und derselben Entwicklungsstufe die denkbar größte Verschiedenheit, sowohl was ihre Zahl, Größe und Lage, als auch ihre feinere Struktur betrifft, wie dies die Figg. 3—12 der Taf. XXXVIII demonstriren, welche Eikerne von drei verschiedenen Entwicklungsperioden im Querschnitt nach Hämatoxylinfärbung bei gleich starker Vergrößerung darstellen und die Originale bis in die kleinsten Details wiedergeben: Figg. 3 und 4 stammen aus einem Graaf'schen Follikel, Figg. 5, 6, 7 aus einem jüngeren aber schon mehrschichtigen Follikel, Figg. 9—12 aus primären Follikeln und zwar Fig. 12 aus dem jüngsten. Schon diese Befunde legen die Vermuthung nahe, dass die Nebennucleolen sich ähnlich verhalten, wie die Nucleolen der multinucleolären Eier, d. h. dass sie sich während der Eireife wiederholt, d. h. in den verschiedensten Perioden derselben auflösen und wieder neu bilden. Gleich großen Wechsel wie die Nebennucleolen zeigen die Nucleinkörper, oft in fast gleichalterigen Eiern: bald erscheinen sie als eine mehr gleichmäßige dunkle Körnelung im Kern (Fig. 3 cf. oben p. 537 ff.),

bald treten sie stellenweise zu wolkenartigen Bildungen dichter zusammen, welche dann im Kern durch sehr dunklen Farbenton scharf hervorstechen etc. (cf. Näheres im dritten Kapitel p. 537 ff.). Häufig erinnern diese Nucleinkörperansammlungen durchaus an gewisse Auflösungsfiguren CARNOY's, so an seine Flaschenbürsten, Raupen und an sein Magma, worunter CARNOY ganz formlose Körnermassen versteht (cf. Figg. 4–7). Besonders seine Magmaabbildungen von den Amphibien zeigen oft die größte Ähnlichkeit mit den wolkigen Körnerzügen der Eikerne der Katze.

In den jüngsten Eiern (Figg. 9—12, Taf. XXXVIII) der primären Follikel konnte ich solche wolkenartige Ansammlungen der Nucleinkörper nie beobachten, dagegen zeigen die Nucleinkörper hier nicht selten wieder eine perlschnurartige Anordnung, wie wir sie bei den multinucleolären Eiern (cf. Taf. XXXV) getroffen haben (cf. das dritte Kapitel).

Auch quantitativ weisen die Nucleinkörper, oft selbst bei Eiern fast gleicher Entwicklungsperiode, die größte Verschiedenheit auf, wie die Figg. 3—12 beweisen.

Ferner treten in den aus den kleinen Nucleinkörpern gebildeten Flaschenbürsten, Raupen resp. Wolkenzügen, besonders in der Achse derselben, sehr häufig verschieden große Nebennucleolen auf (cf. Figg. 4—7, Taf. XXXVIII), genau wie sie auch CARNOY im Inneren seiner gleichgebauten Auflösungsfiguren der multinucleolären Eier beschreibt und ich sie abgebildet habe (cf. Fig. 6, Taf. XXXV, bei *a*). CARNOY deutet dieselben hier als die jungen Nucleolen der neuen Generation, welche je durch Zusammentritt einer größeren Anzahl von kleinen Nucleinkörpern entstehen (cf. oben p. 588). Für eine gleiche Ursprungsweise der Nebennucleolen der uninucleolären Eier könnte die oft zu beobachtende Thatsache sprechen, dass die Nebennucleolen deutlich gekörnt erscheinen (cf. z. B. Fig. 4 der Taf. XXXVIII). Doch wäre ja eben so gut die Annahme möglich, dass es sich in diesem Falle um eine körnige Auflösung der Nebennucleolen, d. h. um einen Zerfall der letzteren in Nucleinkörper handelt, wie ihn CARNOY z. B. bei der Entstehung seines Magmas annimmt und ich ihn, wenn auch in einer etwas modificirten Form, bei den doppeltheiligen Nucleolen (cf. Fig. 16, Taf. XXXVI) beobachtet habe. Die Untersuchung der ohnehin nur kleinen Nebennucleolen wird dadurch sehr erschwert, dass sie meist tief vergraben in den Nucleinkörperanhäufungen liegen, so dass sie nur seltener zur deutlichen Beobachtung kommen. In vielen Fällen sehen die Nebennucleolen aber weniger

gekörnt, sondern eher wie homogen aus. Eine dritte Art von Nebennucleolen zeigt eine deutliche Differenzirung in ein helles Centrum und dunklere Randzone (Figg. 4, 7, Taf. XXXVIII), ähnlich vielen Knospen vom Froschei (cf. Taf XXXV und p. 568 ff.). Ob sie auch das weitere Schicksal derselben theilen, d. h. in gleicher Weise in kleine Nucleinkörper zerfallen, wie ich es beim Froschei verfolgen konnte (cf. Taf. XXXV), habe ich aus dem eben angeführten Grunde nicht erkennen können, doch halte ich es für wahrscheinlich.

Schließlich habe ich auch Theilungserscheinungen der Nebennucleolen beobachtet (cf. Fig. 4, Taf. XXXVIII).

Während so die eben mitgetheilten Beobachtungen durchaus dafür sprechen, dass die Nebennucleolen und Nucleinkörper der uninucleolären Eier genetisch eng zusammengehören und in ähnlich innigen Wechselbeziehungen zu einander stehen, wie dies für die Nucleolen und Nucleinkörper der multinucleolären Eier von Carnoy und mir nachgewiesen worden ist, so findet sich dagegen kein Anhaltspunkt, welcher auf einen gleichen Zusammenhang von Hauptnucleolus und Nucleinkörper hinwiese. Trotz der bedeutenden Größe des Hauptnucleolus, trotz der Schärfe, mit der er stets im Kern hervorsticht, und trotzdem ich eine sehr bedeutende Anzahl von Eiern der verschiedensten Entwicklungsstufe darauf hin untersucht habe, konnte ich niemals eine Theilung oder Auflösung desselben beobachten. Nur ein einziges Mal sah ich ihm eine nebennucleolusartige Bildung knospenartig ansitzen. Wenn der Hauptnucleolus sich wirklich wiederholt auflöste, so müsste man doch einmal einen Eikern ohne Hauptnucleolus, oder neben dem Hauptnucleolus einen für den Fall seiner Auflösung als Ersatzkernkörper funktionirenden gleich rothen, wenn auch vielleicht kleineren Nucleolus antreffen. Nichts von alledem habe ich gesehen: alle Eikerne enthielten stets ihren Hauptnucleolus und stets nur den einen rothen Nucleolus. Eine vollständige Auflösung des Hauptnucleolus kann also im Laufe der Eireife auf jeden Fall nur sehr selten sein, möglicherweise erfolgt sie aber überhaupt nicht, sondern vielleicht lösen sich von ihm nur hin und wieder kleinere knospenartige Stücke ab, die zerfallen, während der größere Theil dauernd erhalten bleibt.

Schon für die multinucleolären Eier des Frosches habe ich die Thatsache betont, dass oft nur kleine Theile des Mutternucleolus sich abschnüren, ihre Färbbarkeit verändern und sich in Nucleinkörper auflösen, der Rest des Mutternucleolus aber unverändert, d. h. vor Allem intensiv roth bleibt, und schon oben habe ich die Vermuthung

ausgesprochen, dass bestimmte Abschnitte des Mutternucleolus erst in einer späteren Periode, vielleicht überhaupt nicht, zur Auflösung gelangen (cf. oben p. 590). Diese Auffassung gewinnt durch das Verhalten des Hauptnucleolus der uninucleolären Eier sehr an Wahrscheinlichkeit.

Ich habe oben (p. 605) bemerkt, dass die Nebennucleolen sich färberisch gleich verhalten wie die zur Auflösung bestimmten Knospen des Mutternucleolus der multinucleolären Eier. Bei der großen Menge der Nebennucleolen einerseits, und andererseits bei dem zweifelsohne nur sehr seltenen Vorkommen von Knospen des Hauptnucleolus, wenn überhaupt solche existiren, ist es ausgeschlossen, dass die Nebennucleolen etwa in gleichem Verhältnis zum Hauptnucleolus stünden wie die Knospen der multinucleolären Eier zum Mutternucleolus.

Eben so unwahrscheinlich bei dem großen numerischen Unterschied von Hauptnucleolen und Nebennucleolen ist es, dass die Nebennucleolen nur die Jugendstadien des Hauptnucleolus darstellen, da dann der Hauptnucleolus viel öfter sich auflösen und neben ihm häufig Übergangsformen zwischen beiden Nucleolenarten vorkommen müssten. Jedenfalls könnte eine solche Entstehung des Hauptnucleolus nur äußerst selten sein.

Es liegt daher am nächsten die Nebennucleolen dem Hauptnucleolus gegenüber als Bildungen sui generis zu betrachten, die durch ihre Beziehungen zu den Nucleinkörpern den Nucleolen der multinucleolären Eier nahe stehen, während der Hauptnucleolus offenbar eine ganz andere Bestimmung hat, wie wir gleich sehen werden.

Die Hauptnucleolen zeigen nämlich in allen Entwicklungsstadien des Katzeneies stets deutliche Vacuolen, besonders in den ältesten Eiern sind dieselben oft so ausgebildet, dass die sie begrenzenden dunkleren Partien des Nucleolus fadenartig dünn erscheinen (Fig. 1 u. 8, Taf. XXXVIII)[1]. Da nun nach dem eben Mitgetheilten eine wiederholte totale Auflösung des Hauptnucleolus ausgeschlossen scheint, so können die Vacuolen auch nicht mit einer solchen in Zusammenhang gebracht werden, wie CARNOY es glaubt, sondern es liegt am nächsten die Vacuolen im Sinne HÄCKER's (cf. oben p. 559) zu deuten, d. h. anzunehmen, dass es sich bei ihnen in erster Linie um die Bildung eines Sekretes handelt, das für die im Kern oder in der Zelle sich abspielenden Lebensprocesse von größter Wichtigkeit ist.

[1] Um die Figg. 3, 4 und 7 nicht noch mehr zu kompliciren, sind hier die vacuolenartigen Bildungen in den Hauptnucleolen nur andeutungsweise angegeben.

Bisweilen sah ich bei dem Ei der Katze die peripheren Vacuolen sich am Rande des Nucleolus hervorwölben, so dass sie fast wie Ausbuchtungen des letzteren erschienen. Wahrscheinlich handelt es sich hier um Vacuolen, die im Begriff sind zu platzen (cf. oben p. 560 über die gleichen Beobachtungen von Balbiani).

Die stark vacuolisirten Nucleolen im Katzenei zeigen oft eine große Ähnlichkeit mit den von mir auf Taf. XXXVII wiedergegebenen Nucleolen von *Cobitis* und vielen von Carnoy abgebildeten Nucleolen der Amphibien. Wie ich es oben schon ausgeführt habe, wächst dadurch die Wahrscheinlichkeit, dass es sich auch bei den letzteren nicht immer um eine fädige Auflösung handelt, wie Carnoy es hinstellt, zumal ich weder bei *Cobitis* noch beim Frosch je ein Freiwerden von Fäden beobachten konnte (cf. oben p. 597 ff.), sondern dass auch in vielen dieser Fälle lediglich eine Vacuolenbildung derselben Art vorliegt, wie wir sie für den Hauptnucleolus der uninucleolären Eier annehmen müssen.

c. Uninucleoläre Ganglienzellen.

(Taf. XXXIII und XXXIV.)

Dieselben beiden Typen von Kernen, die wir bei den Eiern unterschieden haben, kommen auch unter den Ganglienzellen vor. Hier sind die Kerne ebenfalls entweder multinucleolär ähnlich den Eikernen der niederen Wirbelthiere, oder uninucleolär wie bei den Eiern der Säuger.

Die letztere, d. h. die uninucleoläre Kernform, ist bei den Ganglienzellen bei Weitem die verbreitetste. Ich beobachtete sie bei Chätopoden, Nematoden, vielen Insekten und allen Wirbelthieren.

Die uninucleolären Ganglienzellkerne zeigen die allergrößte Übereinstimmung mit den uninucleolären Eikernen, so dass das über die letzteren Gesagte auch hier gilt. Während ich mich aber bei meinen Eiuntersuchungen lediglich auf ein Objekt, nämlich die Katze, beschränkte, habe ich die Ganglienzellkerne der verschiedensten Thiere, besonders aus dem Reich der Wirbelthiere, so beim Hund, bei der Katze, beim Frosch, bei *Torpedo*, und zwar sowohl in den Spinalganglien als im Sympathicus untersucht. Ich kann daher bei den Ganglienzellen nach mancher Richtung noch einige wesentliche Ergänzungen über den Bau der uninucleolären Kerne mittheilen.

Figg. 3—8, Taf. XXXIII stellen Spinalganglienzellkerne eines sechswöchentlichen Hundes nach Sublimathärtung, Jodgrünfuchsin-

behandlung und Differenzirung durch Glycerin (cf. oben p. 499) im Querschnitt, 3—6 bei sehr starker Vergrößerung, 7 und 8 bei etwas schwächerer dar. In allen tritt der große Hauptnucleolus durch rothe Färbung scharf hervor. Bei genauerem Zusehen lässt er eine dünne Randzone unterscheiden, welche etwa denselben Farbenton wie die Nucleinkörper zeigt und sich von dem rothen Centrum mehr oder weniger deutlich abhebt[1]. Das Roth des Hauptnucleolus ist ein sehr reines und wesentlich verschieden von demjenigen des Zellleibes, das einen violetten Anflug zeigt. Neben diesem einzigen rothen Hauptnucleolus enthält der Kern wieder noch eine Anzahl viel kleinerer, gleichfalls meist mehr oder weniger deutlich kugeliger und scharf begrenzter Nebennucleolen, welche im Ton wesentlich vom Hauptnucleolus abweichen, in so fern sie auf den Glycerinschnitten in der Regel grau- bis hellviolett aussehen und vollständig mit den Nucleinkörpern übereinstimmen. Wie im Katzenei weisen diese Nebennucleolen, sowohl was ihre Größe als ihre Zahl anbetrifft, die denkbar größte Verschiedenheit in den einzelnen Ganglienzellen auf, selbst bei solchen von fast gleichem Durchmesser, resp. was auch hier dasselbe sagen will, von gleichem Alter[2].

Es liegt daher die Annahme nahe, dass auch die Nebennucleolen der Ganglienzellen eine stetige Auflösung und Neubildung erfahren. Die Nucleinkörper sind ebenfalls sehr verschieden groß: Neben sehr kleinen, welche meist das Hauptkontingent ausmachen, trifft man oft größere sehr vielgestaltige, entweder drei- bis vieleckige, oder in die Länge gestreckte und bisweilen dann wurstförmige, welche nur unbestimmt begrenzt sind, bei genauerem Zusehen meist gekörnt erscheinen und wahrscheinlich oft wieder Konglomerate der kleineren Nucleinkörper darstellen. Von diesen Nucleinkörperkonglomeraten, d. h. den Makrosomen (cf. Näheres hierüber im dritten Kapitel), bis zu den kugeligen scharf umrissenen Nebennucleolen finden sich sowohl bezüglich der Größe als der Gestalt wie der Begrenzung alle Übergänge, so dass man den Eindruck gewinnt, dass die Nebennucleolen nur eine nucleolenartige Form der Nucleinkörper darstellen. Wahrscheinlich stehen also auch bei den uninucleolären

[1] Eine gleiche Beobachtung liegt bereits von M. Heidenhain vor, wenn auch nicht für die Ganglienzellen. Auch er giebt an, dass die erythrophilen Nucleolen von einer dünnen Schale einer besonderen Substanz, die sich färberisch dem Chromatin ähnlich verhält, umhüllt sind.

[2] Ich werde über diesen Punkt demnächst in einer besonderen Abhandlung mich eingehender auslassen.

Ganglienzellen die Nebennucleolen gleich wie bei den uninucleolären Eiern in engem genetischen Zusammenhang mit den Nucleinkörpern, entsprechen also auch hier den Nucleolen der multinucleolären Eier. Bemerken will ich noch, dass in vielen Fällen, besonders beim Frosch (Fig. 5, Taf. XXXIV), doch auch öfter beim Hund (z. B. Figg. 7, 8, Taf. XXXIII), in den Kernen der Spinalganglienzellen die Nebennucleolen nicht nur sehr spärlich, sondern auch sehr klein sind, dafür aber die eben beschriebenen Makrosomen stärker überwiegen, ein Moment mehr, das für die eben vertretene Auffassung von dem engen Zusammenhang der Nucleinkörper und Nebennucleolen spricht.

Bei der Heidenhain'schen Eisenhämatoxylinmethode, die ich bei den Ganglienzellen noch zu anderen Zwecken als dem hier vorliegenden vielfach angewandt habe, worüber in einem anderen Aufsatz demnächst berichtet werden wird, behält der Hauptnucleolus bei der Beize noch den dunkelschwarzen Ton, wenn die Nebennucleolen schon stärker verblasst sind und der Ganglienzellleib das Schwarz fast gänzlich abgegeben hat (cf. Figg. 26—28, Taf. XXXIII).

Durch Pikrokarmin färben sich die Hauptnucleolen gelblich rosa, die Nebennucleolen gleich allen übrigen Nucleinkörpern ausgesprochen roth (Figg. 24, 25, Taf. XXXIII), wie wir dies schon oben für das Katzenei konstatirt haben.

Sehr scharf treten schließlich die Hauptnucleolen auch nach Behandlung mit Osmiumsäure im Kerne hervor (Figg. 30, 31, Taf. XXXIII).

In den jüngsten Entwicklungsstadien (Figg. 1—4, Taf. XXXIV) zeigen die Ganglienzellen bezüglich ihrer Nucleolen die größte Übereinstimmung mit den Eiern, wie ich besonders bei den Larven des Frosches und von *Triton*, und zwar sowohl im Rückenmark wie im Spinalganglion verfolgen konnte. Die Epithelzellen des Centralkanals, aus denen die Ganglienzellen ihren Ursprung nehmen, weisen nach Jodgrünfuchsinbehandlung bei den jungen Larven (Figg. 1—3) noch keine roth färbbare Nucleolarsubstanz auf, wie wir dies auch bei den jüngsten Entwicklungsstadien der multinucleolären Eier vom Frosch konstatirt haben, sondern ihre Kerne sind durchweg erfüllt von intensiv grünen, d. h. stark phosphorhaltigen Nucleinkörpern sehr verschiedener Stärke. Die größeren Nucleinkörper sind entweder formlose Konglomerate von kleineren, d. h. Makrosomen, oder sie zeigen nucleolenartigen Habitus, entsprechend etwa den primären Nucleolen des Froscheies (cf. die Figg. 1, 2 der Taf. XXXVI). Auch die Kerne der jüngsten Ganglienzellformen, welche oft neben dem Epithel auftreten (Fig. 1, Taf. XXXIV), zeigen oft noch dasselbe Bild (cf. oben das

dritte Kapitel). Bisweilen tritt in ihnen aber schon ein größerer Nucleolus hauptnucleolusartig hervor, der aber Anfangs noch durchweg seine grüne Farbe bewahrt (*gz* in Fig. 2). In der weiteren Entwicklung gewinnt er aber eine immer deutlicher werdende Rothfärbung (Fig. 3, Taf. XXXIV), jedoch nur im Inneren, während die Randzone noch lange Zeit grün bleibt, um später in die violette Randpartie überzugehen, die wir auch im ausgebildeten Thiere überall bei dem Hauptnucleolus unterscheiden (cf. oben p. 611 und Fig. 7 von Taf. XXXIII). Eben so nehmen die grünen Nebennucleolen, die schon frühzeitig neben dem Hauptnucleolus zur Ausbildung kommen, erst sehr allmählich die violette Färbung an (cf. Fig. 3, Taf. XXXIV), die sie später auszeichnet. Dieselben Verhältnisse kehren im Spinalganglion wieder (Fig. 4, Taf. XXXIV). Auch hier kommen im Larvenzustand des Frosches noch sehr viel grüne Kerne vor, welche denselben Bau wie die Epithelkerne des Centralkanals besitzen und nur sehr undeutlich einen Protoplasmaleib unterscheiden lassen, und neben diesen sehr verschieden große, d. h. verschieden alte Ganglienzellen, deren Nucleolen bei der weiteren Entwicklung ganz dieselben Verhältnisse durchmachen, wie ich sie eben für das Rückenmark geschildert habe. Auch im ausgebildeten Thiere trifft man in den Spinalganglien, besonders beim Frosch (Fig. 17, Taf. XXXIII), doch auch bisweilen beim Hunde (Figg. 18—20, Taf. XXXIII), neben den großen Ganglienzellen, wie schon im dritten Kapitel betont worden ist, ganz kleine, welche durch das Verhalten ihrer Kerne sich als Jugendstadien dokumentiren, in so fern ihre Nucleinkörper eine ungleich deutlichere Grün- resp. Blaufärbung zeigen als in den großen Ganglienzellformen. In ihnen bewahrt auch der Hauptnucleolus oft wieder eine gleich grüne resp. blaue Randzone, bisweilen tritt selbst in seinem Innern das Roth nur sehr schwach hervor, ja nicht selten kommt in ihnen ein Hauptnucleolus überhaupt noch nicht zur deutlichen Differenzirung (cf. oben das dritte Kapitel).

Länger als im Spinalganglion erhält sich die Cyanophilie der Kerne im Sympathicus des Frosches. Hier trifft man in erwachsenen Thieren auf den Jodgrünfuchsinschnitten gar nicht selten selbst größere Ganglienzellen mit noch ganz deutlich grünen Nucleinkörpern im Kern und dem entsprechend auch öfter den Hauptnucleolus mit ausgesprochen grüner Randzone, ja manchmal fast durchweg grünlich gefärbt (Fig. 16, Taf. XXXIII).

Für den Hauptnucleolus der uninucleolären Eier der Katze habe ich betont, dass ich ihn stets nur in der Einzahl vorgefunden habe.

In dieser Beziehung verhalten sich die uninucleolären Ganglienzellen etwas anders, wie man besonders auf den durch absoluten Alkohol differenzirten, in Kanadabalsam aufbewahrten Jodgrünfuchsinschnitten deutlich verfolgen kann. Hier (Figg. 9—14, Taf. XXXIII) sind zwar die feineren Strukturverhältnisse des Kerns wie des Zellleibes nicht entfernt so deutlich wie in den Anfangs geschilderten Glycerinschnitten, der Hauptnucleolus nimmt aber noch eine intensivere rothe Farbe an, und behält diese hier dauernd (cf. oben p. 605). Er tritt ferner auch aus dem Grunde noch schärfer hervor, weil auch der Protoplasmaleib der Ganglienzelle hier oft bei der Differenzirung das Roth fast ganz abgiebt und violett wird, so dass der Hauptnucleolus als das einzige rothe Element der Zelle erscheint. Durchmustert man derartige Schnitte eines Spinalganglions vom Hunde, so kann man (Figg. 9—14, Taf. XXXIII) selbst schon bei mittelstarken Vergrößerungen die Thatsache konstatiren, dass neben den Ganglienzellen mit nur einem Hauptnucleolus andere auftreten mit mehreren rothen Nucleolen, niemals aber wird die Zahl drei überschritten. Sieht man genauer zu, so überzeugt man sich, dass es besonders eine bestimmte Art von Ganglienzellen ist, in denen mehrere rothe Nucleolen auftreten. Unter den Ganglienzellen kommen, wie allgemein bekannt, zwei verschiedene Typen vor, nämlich Schollenganglienzellen und schollenlose Ganglienzellen: die einen, und zwar die größeren, enthalten in ihrem Zellleibe eine große Menge stark färbbarer sehr unregelmäßig gestalteter grober Körper, das sind die Nissl'schen Schollen (cf. z. B. Fig. 12, Taf. XXXIII und Fig. 5, Taf. XXXIV), die anderen Ganglienzellen, die kleineren, entbehren der letzteren, ihr Zellkörper erscheint fein granulirt (Fig. 9). Wie ich in einem besonderen Aufsatz dieser Zellstudien noch ausführlicher darlegen werde[1], sind die letzteren die jüngeren, die Schollenganglienzellen, entsprechend den dotterhaltigen Eiern, die älteren Ganglienzellformen. Namentlich die schollenlosen Ganglienzellen sind es nun, die durch mehrere, d. h. zwei bis drei rothe Nucleolen ausgezeichnet sind. Nur selten sind diese rothen Nucleolen von gleichem Durchmesser, meist differiren sie sehr bedeutend in der Größe, so dass die kleinsten oft nur den Umfang der Nebennucleolen haben (Figg. 9—11). Bei den Schollenganglienzellen, d. h. also den älteren Zellformen, begegnet man dagegen neben dem großen rothen Hauptnucleolus nur

[1] Cf. auch meine Arbeit, »die Ganglienzelle«, diese Zeitschr., 1898, in welcher ich mich bereits in ähnlichem Sinne ausgesprochen habe.

seltener noch einem zweiten gleich rothen, meist ist der letztere dann minimal klein[1] (Fig. 13).

Nach CARNOY's und meinen Beobachtungen bei den Amphibieneiern könnte man a priori annehmen, dass man es in den kleinen rothen Nucleolen entweder mit Übergangsformen zwischen den Neben- und Hauptnucleolen oder mit zur Auflösung in Nucleinkörper bestimmten Knospen des Hauptnucleolus zu thun hätte.

Für die uninucleolären Eier habe ich bereits oben (p. 609) betont, dass abgesehen von noch anderen Gründen allein schon die starke numerische Verschiedenheit von Neben- und Hauptnucleolen es wenig wahrscheinlich macht, die ersteren lediglich als Vorstufen der letzteren anzusehen. Hier bei den gleichgebauten, d. h. ebenfalls uninucleolären Ganglienzellen kommt zur Widerlegung einer solchen Annahme die Thatsache dazu, dass einerseits oft große Nebennucleolen von fast dem Durchmesser des Hauptnucleolus vorkommen, die ausgesprochen violett sich färben, andererseits die rothen Nucleolen oft minimal klein sind. Denn gingen wirklich die Nebennucleolen alle in die Hauptnucleolen über, so müssten sie doch, je größer sie werden, desto ausgesprochener roth sich färben, was aber, wie gesagt, nicht der Fall ist. Außerdem wären die ganz kleinen rothen Nucleolen dann wenig verständlich.

Gegen die Auffassung der kleineren rothen Nucleolen als Knospen des Hauptnucleolus, die die Bestimmung hätten in Nucleinkörper zu zerfallen, spricht aber die starke Rothfärbung derselben, besonders aber wieder der kleinen, da wir von dem Amphibienei her wissen, dass diese Knospen nach ihrer Ablösung sich violett färben.

Allerdings habe ich bei den Ganglienzellen öfter als beim Katzenei, besonders auf den mit der HEIDENHAIN'schen Eisenhämatoxylinmethode behandelten Schnitten, kleine nucleolusartige Bildungen dem Hauptnucleolus direkt anliegend getroffen, welche dasselbe färberische Verhalten wie der letztere zeigten und ganz den Eindruck von eben abgelösten Knospen machten. Im Vergleich zu der großen Menge von Ganglienzellen, die ich nach dieser Richtung geprüft habe, waren es aber doch nur verschwindend wenige Fälle, so dass

---

[1] Nur in einem einzigen Falle sah ich in einer Schollenganglienzelle drei große Hauptnucleolen von fast gleichem Durchmesser neben einander, aber nicht auf einem Jodgrünfuchsinschnitt, sondern auf einem HEIDENHAIN'schen Eisenhämatoxylin-Beizpräparat. Wenigstens zeigten alle drei das für den Hauptnucleolus charakteristische färberische Verhalten (cf. Ausführlicheres hierüber oben p. 612).

auch bei den Ganglienzellen auf jeden Fall Knospenbildungen des Hauptnucleolus nur sehr selten sein können und es auch aus diesem Grunde hier eben so wie bei den uninucleolären Eiern (cf. oben p. 609), ganz ausgeschlossen ist, die so zahlreich vertretenen violetten Nebennucleolen sämmtlich als in Auflösung begriffene Knospungsprodukte des Hauptnucleolus aufzufassen.

Meiner Ansicht nach haben die kleinen rothen Nucleolen mit den Nebennucleolen, resp. den Nucleinkörpern im Carnoy'schen Sinne nichts zu thun, sondern es handelt sich bei ihnen lediglich um eine Vermehrung der rothen Nucleolarsubstanz bedingt durch die größeren Anforderungen, die an die specifische Thätigkeit dieser rothen Nucleolarsubstanz gerade in diesen jüngeren noch schollenlosen Ganglienzellen gestellt wird, wie ich weiter unten noch näher ausführen werde.

Was die Entstehung der kleineren rothen Nucleolen anlangt, so sind sie entweder durch die eben erwähnte Knospenbildung aus dem rothen Hauptnucleolus hervorgegangen oder sie stellen einen Nachschub von rother Nucleolarsubstanz dar, der sich aus den Nucleinkörpern direkt, d. h. ohne das Zwischenstadium der Nebennucleolen im Sinne des Hauptnucleolus differenzirt.

Theilungserscheinungen anderer Art als die beschriebenen Knospen habe ich beim Hauptnucleolus der Ganglienzellen nie beobachtet. Auch hierin stimmen also uninucleoläre Ganglienzellen und Eier ganz überein.

Feinerer Bau des Hauptnucleolus.

Bei den uninucleolären Eiern der Katze haben wir lediglich das Auftreten von Vacuolen im Inneren des Hauptnucleolus und zwar zu allen Stadien der Entwicklung konstatiren können. Bei den uninucleolären Ganglienzellen treten im Hauptnucleolus oft ungleich komplicirtere Strukturen auf, welche bisweilen an die Auflösungsfiguren erinnern, die wir bei den multinucleolären Eiern kennen gelernt haben, die aber mit diesen wohl nichts gemein haben, sondern wahrscheinlich physiologisch in gleichem Sinne wie die Vacuolen, d. h. als der äußere Ausdruck einer eigenartigen Sekretionsthätigkeit der Hauptnucleolen zu deuten sind.

Am nächsten dem Hauptnucleolus der uninucleolären Eier kommt diesbezüglich der Hauptnucleolus der Ganglienzellen des Lobus electricus von *Torpedo*. Auch hier treten fast ausnahmslos in seinem Inneren Vacuolen auf, bisweilen mehrere kleine (Fig. 31, Taf. XXXIII), meist

aber eine einzige große, in der Regel central gelegene, von wechselndem Durchmesser (Fig. 30, Taf. XXXIII). Das Eigenartige dieser Vacuolen besteht aber darin, dass sie meist von feinen Körnchen erfüllt sind. Einen körnigen Inhalt der Vacuolen haben wir schon in den Vacuolen gewisser Eier von *Cobitis* (cf. oben p. 601 und Fig. 9 *B*, Taf. XXXVII) kennen gelernt. Hier zeigte uns die Behandlung der Schnitte mit Pikrokarmin, dass wir es in den körnigen Einschlüssen auf Grund ihres färberischen Verhaltens auf keinen Fall mit einem Zerfalle der Nucleolen in Nucleinkörper zu thun haben können, sondern die verschiedensten Befunde machten es wahrscheinlich, dass sie Sekretgebilde darstellen, welche möglicherweise mit der Entstehung des Dotters in Zusammenhang gebracht werden müssen. In gleichem Sinne möchte ich auch die Inhaltskörnchen der Vacuolen bei *Torpedo* deuten, zumal hier, ähnlich wie bei *Cobitis*, bisweilen größere Partikelchen im Inneren der Vacuolen auftreten. A priori könnte man annehmen, dass man es hier wieder mit einer Auflösungserscheinung der Nucleolen zu thun hätte, etwa ähnlich derjenigen, wie ich sie für die doppeltheiligen Nucleolen vom Frosch (cf. Fig. 16, Taf. XXXVI) beschrieben habe. Niemals aber habe ich bei *Torpedo* eine Abschnürung der körnig gewordenen Abschnitte oder überhaupt eine Theilung der Nucleolen beobachtet. Eben so wenig kann eine totale Auflösung des Hauptnucleolus erfolgen, da man dann doch öfter Ganglienzellen ohne Hauptnucleolus antreffen müsste, was nie der Fall ist.

Ähnlich gebaute Hauptnucleolen kommen in den Spinalganglienzellen des Frosches vor (Fig. 6 *a*, *b*, Figg. 7, 9 von Taf. XXXIV). Nur sind die centralen Körnchen hier durchschnittlich gröber und tritt sehr oft ein Korn nucleololusartig durch Stärke und intensivere Färbung zwischen ihnen auffallend hervor, so dass dann der ganze Nucleolus fast wie eine kleine Zelle aussieht, indem man an ihm (Fig. 7, Taf. XXXIV) drei verschiedene dem Leib, Kern und Nucleolus der Zelle entsprechende Abschnitte unterscheiden kann. Betont sei, dass der Protoplasmaleib und der Kern der zu den eben beschriebenen Nucleolen gehörigen Zellen stets tadellos konservirt war, wie dies nach Sublimathärtung ausnahmslos der Fall ist, so dass die Annahme, es liege hier ein Kunstprodukt vor, ganz ausgeschlossen ist, zumal einerseits oft auf demselben Schnitte, und nicht selten direkt benachbart diesen Zellen, solche mit ganz homogenem Hauptnucleolus vorkommen, und andererseits auch auf den Osmiumsäurepräparaten fast genau dieselben Bilder zu Tage treten (cf. z. B. Fig. 30,

Taf. XXXIII). Auch bei frisch in Methylenblau oder Lymphe untersuchten Spinalganglienzellen des Frosches treten stets deutlich gleich von vorn herein vacuolenartige Räume verschiedener Ausdehnung und Zahl in vielen Nucleolen auf, die sich mit der Zeit nicht vermehren oder überhaupt verändern, also offenbar keine postmortal auftretenden Kunstprodukte sind. Ferner finden sich und zwar meist wieder auf demselben Schnitt, zwischen den homogenen und den eben beschriebenen im größten Theil ihres Inneren gekörnten Nucleolen alle Übergangsformen und sehr viel Variationen in der Vacuolenbildung, resp. ihrer Einschlüsse: So schwankt der centrale vacuolenartige Abschnitt nicht nur sehr bedeutend im Durchmesser, sondern er enthält in manchen Fällen nur einige wenige grobe, ja bisweilen nur ein einziges Korn (Fig. 6 *c*, Taf. XXXIV), wieder in anderen Fällen treten an verschiedenen Stellen des Nucleolus vacuolenartige hellere Partien auf, so dass dann die dunklere Zwischensubstanz wie ein Gerüst aussieht (Fig. 6 *c* und Figg. 5, 8, Taf. XXXIV).

Auch im Sympathicus des Frosches treten oft, besonders deutlich nach Behandlung der Schnitte mit der HEIDENHAIN'schen Eisenhämatoxylin-Beizmethode, Strukturen in den Hauptnucleolen auf (Figg. 10—18, Taf. XXXIV). Nur bleibt hier selten der vacuolenartige Charakter derselben erhalten. Stets lassen sich aber auch hier hellere (oft granulirte) und dunkler färbbare Partien unterscheiden; die letzteren treten aber in sehr wechselnder, theilweise sehr eigenartiger Form (Figg. 10, 11, 18, Taf. XXXIV) auf, nicht selten als verschieden grobe Körner (Figg. 14, 15, 16, 17, Taf. XXXIV), bisweilen ähnlich wie wir sie bei den Spinalganglienzellen (Figg. 6 *b*, 7, 9) getroffen haben. Auch quantitativ zeigt in der Sympathicuszelle die dunklere Nucleolarsubstanz große Schwankungen: bald tritt sie stark zurück oder sie fehlt ganz (Fig. 10), bald erfüllt sie gleichmäßig den ganzen Nucleolus, so dass er dann wie homogen aussieht (Fig. 13)[1].

Da wir nun im Hauptnucleolus der uninucleolären Eier, welcher doch zweifelsohne eine dem Hauptnucleolus der Ganglienzellen gleichwerthige Bildung darstellt, nur Vacuolen getroffen haben, ferner der vacuolenartige Charakter der hellen (körnigen) Nucleolarpartie bei *Torpedo* und im Spinalganglion des Frosches in der Regel deutlich zu Tage tritt, und auch im Sympathicus bisweilen noch zum Ausdruck kommt (Figg. 11, 12, Taf. XXXIV), so möchte ich glauben, dass alle diese Strukturen die gleiche Bedeutung haben,

[1] Auch DEHLER giebt eine körnige Struktur der Nucleolen für die Sympathicuszellen des Frosches an. Archiv für mikr. Anat. Bd. XLVI.

und auf eine sekretorische Thätigkeit des Hauptnucleolus zu beziehen, nicht aber als Auflösungserscheinungen im Sinne CARNOY's zu deuten sind, zumal wir einerseits gesehen haben, dass die oben beschriebenen körnigen Vacuoleneinschlüsse der multinucleolären Eier von *Cobitis* (cf. Fig. 9*B*, Taf. XXXVII und ferner p. 601) färberisch sich ganz anders verhalten als die Nucleinkörper, und ich andererseits ein Freiwerden der granulirten Partien, wie es CARNOY von seinen Auflösungsfiguren der Nucleolen annimmt, beim Hauptnucleolus der Ganglienzellen weder des Frosches noch von *Torpedo* je beobachten konnte.

Bei den ähnlich gebauten Nucleolen der *Cobitis*-Eier (Fig. 9 *B*, Taf. XXXVII) wiesen verschiedene Beobachtungen auf die Möglichkeit hin (cf. oben p. 601), dass die körnigen Einschlüsse der Vacuolen Sekrete darstellten, welche mit der Bildung der Dotterkugeln im Zusammenhang stehen. Auch CARNOY glaubt, wie wir wissen, dass die beim Zerfall der Nucleolen frei werdenden Sekrete von Einfluss auf die Bildung des Dotters sind, eben so schreibt HÄCKER der Vacuolenflüssigkeit Beziehungen zu den Stoffwechselvorgängen des Kerns und Zellleibes zu. Sehr instruktiv nach dieser Richtung ist die schon oben betonte Thatsache, dass namentlich in den mittelgroßen noch schollenlosen Ganglienzellen die rothen Nucleolen in der Mehrzahl, bis zu drei, dagegen in den größten Schollenganglienzellen gewöhnlich nur in der Einzahl auftreten. Die schollenlosen Ganglienzellen sind, wie ich oben schon bemerkt habe, die jüngere Zellform. Sie entsprechen den noch dotterlosen Eizellen und gehen allmählich in die Schollenganglienzellen über[1]. Da nun Vieles dafür spricht, dass die Nucleolen in den Eiern bei der Bildung der Dotterkugeln mitwirken, so liegt der Schluss schon von vorn herein nahe, dass auch bei den Ganglienzellen die Nucleolen bei der Entstehung der Schollen betheiligt sind. Und diese Annahme findet eine gewisse Stütze in dem Umstande, dass gerade in denjenigen Ganglienzellen, welche noch vor, resp. am Anfange der Schollenbildung stehen, eine Vermehrung der rothen Nucleolarsubstanz erfolgt, d. h. mehrere Nucleolen auftreten, während in den größten Ganglienzellen, d. h. denjenigen, die bereits einen mit Schollen erfüllten Zellleib haben und den reifen am Ende der Dotterbildung stehenden Eizellen verglichen werden können, die Nucleolarsubstanz wieder stärker zurücktritt, d. h.

---

[1] Auch diese Auffassung werde ich demnächst an anderer Stelle ausführlicher begründen.

meist auf einen rothen Nucleolus reducirt wird. So würde sich wenigstens dieser Befund in einer natürlichen Weise erklären.

Selbstverständlich wird mit dem eben Gesagten die Funktion der Nucleolen noch nicht erschöpft sein. So hat STRASBURGER[1], die Ansicht vertreten, dass die Nucleolen in engen Beziehungen zu der Membranbildung stehen. Für diese Auffassung spricht stark die von mir schon oben angeführte Thatsache, dass die Eimembran stets in ganz auffallender Weise färberisch genau mit dem Hauptnucleolus übereinstimmt (cf. Fig. 1, Taf. XXXVIII).

Der Hauptnucleolus der uninucleolären Zellen stellt offenbar ein dem Zellkörper und Zellkern gleichwerthiges Organ der Zelle von wahrscheinlich vorwiegend sekretorischer Funktion dar. Wie nun der Kern im Zusammenhang mit der wichtigen Rolle, welche er in der Zelle spielt, fast beständig seine Struktur verändert, so kann es uns nicht Wunder nehmen, wenn wir ein Gleiches beim Hauptnucleolus beobachten.

Anm. HOLL[2] und SOBOTTA[3] geben einen Austritt der färbbaren Substanz des Nucleolus beim Ei der Maus an. Ersterer schreibt hierüber p. 123: »Das Kernkörperchen lässt in den ersten Entwicklungszuständen eine Struktur mit Sicherheit nicht erkennen; jedenfalls aber ist es keine homogene Masse. Später gewahrt man, dass es einige mit Flüssigkeit gefüllte Bläschen (SCHROEN'sche Körner) enthält, welche mit zunehmender Größe des Kernkörperchen reichlicher (bis gegen 20) auftreten. Dabei geschieht es, dass einzelne das angewandte Färbmittel derart aufnehmen, dass zuerst ein kleiner Abschnitt des SCHROEN'schen Kerns gefärbt wird, bis endlich das Ganze gleichmäßig gefärbt ist. Im weiteren Verlauf der Entwicklung treten die SCHROEN'schen Körner aus dem Kernkörperchen heraus und gelangen als chromatische Ballen in das Kernnetz, wo sie sich mit den Fäden desselben verbinden.« . . . . »Endlich wird das Kernkörperchen von seinem Inhalt ganz frei, es bleibt nur die Kernkörperchenmembran übrig und im Kernraum liegen zerstreut eine größere Anzahl der chromatischen Ballen«, und SOBOTTA p. 67: »Nunmehr beginnt an den

[1] STRASBURGER, Über Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche, nebst einem Anhang über Befruchtung. Jena 1888.

[2] HOLL, Über Reifung der Eizelle bei Säugethieren. Verhandl. d. anat. Ges. 1893.

[3] SOBOTTA, Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLV. 1895.

Vorkernen eine allmähliche Vertheilung des in den Nucleolen angehäuften Chromatins auf den übrigen Kern. Die Nucleolen fangen an sich heller zu färben, während sich auf den achromatischen Gerüststrängen Chromatintheile in feinster unregelmäßiger Form vertheilen. Es kommt mehr und mehr zur Bildung von Vacuolen in den Kernkörpern und damit zu einer vollständig gleichmäßigen Vertheilung der chromatischen Substanz auf den ganzen Kern. Die Nucleolen sind dann schließlich vollständig mit Kernsaft gefüllt und nur ihre Kontouren sind noch auf dem Querschnitt als etwas unregelmäßige chromatische Ringe übrig geblieben.« Im (Katzen-) Ei habe ich nur für die Nebennucleolen auf Grund ihrer Strukturverhältnisse Beziehungen zu den Nucleinkörpern im Carnoy'schen Sinne angenommen (cf. die Figg. 3—7 auf Taf. XXXVIII und p. 606 ff.). Sobotta und Holl berücksichtigen aber in erster Linie den Hauptnucleolus des (Maus-) Eies. Für diesen kann ich die Angaben von Holl und Sobotta, wenigstens für das Katzenei, nicht bestätigen. Wohl aber erinnern ihre Befunde an meine Beobachtungen am Hauptnucleolus der gleichfalls uninucleolär gebauten Ganglienzellen der Wirbelthiere (cf. die Figg. 5—18 auf Taf. XXXIV und p. 616 ff.). Hier hat aber die in sehr verschiedener Gestalt und Menge, bisweilen in der Form von Nucleololen, im Nucleolus auftretende chromatische Substanz eine ganz andere Färbbarkeit als die Nucleinkörper, in so fern diese sich bei Jodgrünfuchsinbehandlung violett, jene aber knallroth tingiren. Wir müssten dann annehmen, dass die austretende chromatische Substanz wieder sehr tiefgehende innere Veränderungen (cf. oben p. 575 ff.) durchmachte. Erinnern möchte ich ferner daran, dass auch die in den Vacuolen der *Cobitis*-Eier enthaltenen nucleololenartigen Bildungen nach Pikrokarminfärbung einen wesentlich anderen Farbenton annehmen als die Nucleinkörper (cf. Fig. 9 *B* auf Taf. XXXVII u. p. 601).

Da ich beim Hauptnucleolus andererseits nie einen Austritt der chromatischen Substanz beobachtete, so kann ich mich nicht entschließen einen solchen anzunehmen, sondern halte vorläufig noch meine oben vertretene Anschauung fest.

d. Multinucleoläre Ganglienzellen.

(Taf. XXXII und XXXIII, Figg. 1, 2.)

Die multinucleolären Ganglienzellen haben, wie schon oben betont, gegenüber den uninucleolären ein sehr beschränktes Vorkommen. Ich habe sie nur bei den Gastropoden getroffen.

Wie die multinucleolären Eier im Vergleich zu den uninucleo-

lären die bei Weitem größere Zellform repräsentiren, so zeigen auch die multinucleolären Ganglienzellen durchschnittlich einen viel bedeutenderen Umfang als die uninucleolären, ja zum Theil erreichen sie ganz bedeutende Dimensionen; da ferner auch die Kerne der multinucleolären Ganglienzellen verhältnismäßig sehr groß sind und oft den weitaus größten Theil der Zelle ausmachen (cf. z. B. Fig. 6, Taf. XXXII), so treffen wir hier im Verhältnis zu den uninucleolären Ganglienzellen ganz riesige Kernformen.

Von vorn herein liegt die Annahme nahe, dass wir bei den multinucleolären Ganglienzellen ganz ähnliche Beziehungen zwischen Nucleinkörpern und Nucleolen wiederfinden werden, wie sie Carnoy und ich bei den multinucleolären Eiern der niederen Wirbelthiere konstatirt haben. So klar aber die Verhältnisse bei letzteren liegen, so verwickelt sind sie hier und zwar zum großen Theil aus demselben Grunde, den ich für die uninucleolären Eier schon angegeben habe. Es sind nämlich die Nucleinkörper wieder so dicht gefügt und die Nucleolen so in dieselben vergraben, dass man die letzteren, besonders die kleineren und mittelgroßen Formen, nur selten zur deutlichen Ansicht bekommt. Ehe ich aber näher auf die Frage eingehe, wie weit die Carnoy'sche Auffassung von den Nucleolen auch für die multinucleolären Ganglienzellen Geltung hat, will ich erst die Befunde selbst schildern.

Zur Untersuchung kamen die Ganglienzellen verschiedener Land- und Süßwasser- wie Meeresgastropoden, von ersteren besonders *Helix*, von letzteren namentlich *Pleurobranchus*. Gehärtet wurde theils durch Sublimat, theils durch Osmiumsäure, gefärbt mit Jodgrünfuchsin, Pikrokarmin, Mayer'schem Karmin und Delafield'schem Hämatoxylin.

Wie wir schon aus dem zweiten und dritten Kapitel wissen, sind die Nucleinkörper der Ganglienzellen der Gastropoden durch starken Phosphorreichthum ausgezeichnet, d. h. sie färben sich nicht violett, wie bei den Eiern und den uninucleolären Ganglienzellen, sondern intensiv grün (Figg. 1—5, Taf. XXXII), wie wir es nur bei den allerfrühesten Entwicklungsstadien der eben angeführten Zellformen kennen gelernt haben.

Wie ferner in dem dritten Kapitel bereits schon angegeben worden ist, kommen die Nucleinkörper in doppelter Form vor, d. h. bald als feine Körnchen, das sind die Mikrosomen, bald als größere, sehr vielgestaltige, in der Regel eckige Gebilde, das sind die Makrosomen. Die letzteren zeigen oft einen körnigen Bau und stellen zum Theil

nur Konglomerate von Mikrosomen dar. Auch bei den uninucleolären Ganglienzellen treten Makrosomen auf, wie wir oben gesehen haben, aber ungleich spärlicher als bei den multinucleolären, bei letzteren stellen sie bei Weitem die häufigere Form der Nucleinkörper dar.

Neben diesen ausgesprochen cyanophilen Nucleinkörpern kommen nun eine große Anzahl deutlich erythrophiler Nucleolen in den Ganglienzellen vor. Nach Differenzirung durch absoluten Alkohol und Einschluss in Kanadabalsam zeigen sie meist wieder die typisch knallrothe Farbe (Figg. 3 und 4, Taf. XXXII), die wir schon für die Nucleolen der multinucleolären Eier wie für den Hauptnucleolus der uninucleolären Eier und Ganglienzellen konstatirt haben. Die kleinsten, d. h. die jüngsten Ganglienzellen enthalten oft nur einen einzigen rothen Nucleolus, je größer die Ganglienzellen werden, desto mehr steigt die Zahl ihrer Nucleolen, bei den größten bis auf 100 und mehr. Doch finden sich unter den letzteren selbst bei gleichem Durchmesser oft sehr bedeutende Schwankungen in der Menge der Nucleolen.

Der Durchmesser der Nucleolen ist meist in einer und derselben Ganglienzelle ein sehr verschiedener, die größten Nucleolen (Fig. 1, Taf. XXXII) kommen im Umfang den reifen Nucleolen der multinucleolären Eizellen der Amphibien gleich und übertreffen weit den Hauptnucleolus der uninucleolären Eier und Ganglienzellen, die kleinsten Nucleolen sind dagegen nur wenig größer als die Makrosomen. Zwischen beiden Extremen finden sich alle Übergänge.

Neben den rothen Nucleolen treten in fast allen Ganglienzellen (Figg. 1—5, Taf. XXXII) auch rein grüne Nucleolen auf. Diese sind aber stets nur klein und meist in geringer Zahl vorhanden.

Zwischen diesen grünen Nucleolen und den gleich grünen Makrosomen kommen oft sowohl in der Größe, wie in der äußeren Gestalt Übergangsformen vor, von denen bisweilen schwer zu sagen ist, ob man es in ihnen mit einem Makrosoma oder mit einem Nucleolus zu thun hat.

Durchmustert man die großen Ganglienzellkerne von *Helix* genauer, so kann man oft verfolgen, dass zwar die größten Nucleolen stets den typisch knallrothen Ton besitzen, die mittelgroßen aber, oft in ein und derselben Zelle, große Schwankungen in der Färbung aufweisen, in so fern manche von ihnen nicht rein roth erscheinen, sondern einen violetten Anflug haben, ferner, dass bei den noch kleineren Nucleolen mit der Größe die Rothfärbung stetig mehr abnimmt, dafür aber immer mehr eine grünliche Farbe Platz greift, bis schließlich die allerkleinsten ausgesprochen grün sind. Sehr deutlich tritt dies

auch öfter bei den Glycerinschnitten (Fig. 1, Taf. XXXII) hervor, bei denen übrigens wieder selbst in den größten Nucleolen nie die Intensität des Roths erreicht wird, wie in den Kanadabalsampräparaten nach Differenzirung in absolutem Alkohol. Betonen will ich aber, dass in den großen Ganglienzellen bisweilen selbst sehr kleine Nucleolen schon die typische knallrothe Färbung zeigen (Fig. 3).

Unter den kleinsten Ganglienzellen weisen manche in ihrem Kern schon einen deutlich knallrothen Nucleolus auf, daneben aber noch meist mehrere grüne, andere lassen dagegen (Fig. 5) jede Spur von rothfärbbarer Nucleolarsubstanz in ihrem Kern vermissen und enthalten nur den Nucleinkörpern gleich grüne Nucleolen.

Die rothen Nucleolen der *Helix*-Ganglienzelle lassen, gleich den Hauptnucleolen der uninucleolären Ganglienzellen, bald mehr bald weniger deutlich eine dünne Randzone unterscheiden, welche sich färberisch gleich den Nucleinkörpern verhält, d. h. auf den Jodgrünfuchsinschnitten grün erscheint. Oft häufen sich die Nucleinkörper übrigens kranzförmig um den rothen Nucleolus stärker an und erscheinen dann bisweilen auch als eine Art Randzone. Nach Behandlung mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin nimmt die Randzone der Nucleolen (Fig. 11, Taf. XXXII) denselben dunkelblauen bis schwarzen Ton an, welcher die Nucleinkörper charakterisirt, während das Centrum der Nucleolen einen mehr röthlichen Ton gewinnt. Diese Differenzirung tritt besonders bei den großen Nucleolen hervor. Karmin (MAYER) färbt Nucleolen und Mikrosomen in etwa gleichem Tone, so dass hier die kleinsten Nucleolen besonders bei dichterer Lagerung der Nucleinkörper kaum zu erkennen sind.

Dagegen zeigt Osmiumsäure und Nachfärbung mit Pikrokarmin die Nucleolen mit aller nur wünschenswerther Schärfe. Diese sind hier meist von einem hellen Hof umgeben. Auf solchen Osmiumsäurepräparaten tritt dann besonders scharf die schon oben betonte Thatsache zu Tage, dass von den größten Nucleolen bis zu den ganz kleinen alle Übergänge in der Größe vorkommen (Figg. 6—8, Taf. XXXII).

Die Osmiumsäureschnitte zeigen ferner in den Nucleolen, und zwar der verschiedensten Größe, sehr deutliche Vacuolenbildungen; doch kommen solche auch nach Sublimathärtung zur Beobachtung (Fig. 1, Taf. XXXII).

Sehr geeignet zur Darstellung der Nucleolen sind schließlich auch frisch mit Methylenblau gefärbte Zupfpräparate, die man längere Zeit mit 0,5 %iger Kochsalzlösung behandelt hat. Hier verschwinden nämlich (cf. Näheres oben im dritten Kapitel p. 524 ff.) die Makrosomen

fast ganz, die Nucleolen bleiben aber vollständig intakt und präsentiren sich dann mit gleicher Deutlichkeit wie nach Osmiumsäurehärtung. Die größeren Ganglienzellkerne dieser alten Zupfpräparate erscheinen dann oft fast genau in dem Bilde der Fig. 6, Taf. XXXII.

Ganz ähnlich wie bei *Helix*, welche ich fast ausschließlich bisher berücksichtigt habe, liegen die Nucleolarverhältnisse bei den Meeresgastropoden, die ich, wie schon im drittten Kapitel betont, aus Mangel an frischem Material leider nicht mit Jodgrünfuchsin behandeln konnte, sondern nur einfachen Färbungen, besonders mit (Delafield'schem) Hämatoxylin, unterworfen habe. Die folgenden Angaben beziehen sich besonders auf *Pleurobranchus*. Die Nucleolen lassen hier meist viel deutlicher als bei *Helix* die den Nucleinkörpern gleich blaue Randzone unterscheiden, da das Centrum der Nucleolen in der Regel eine stärkere Rothfärbung annimmt, wie bei *Helix*. Öfters hatte ich den Eindruck, als wenn die Randzone der größten Nucleolen nicht kontinuirlich, sondern stellenweise unterbrochen wäre. Ja bisweilen schien sie deutlich in kleine Stücke zerfallen. Doch ließen sich diese Verhältnisse nie deutlich erkennen, weil die Nucleolen, wie schon oben betont, zwischen den Nucleinkörpern sehr versteckt liegen. Auch bei *Helix* glaubte ich übrigens einige Male ein ähnliches Verhalten der Randzone beobachten zu können.

Treten wir nun der Frage näher, ob die Carnoy'sche Deutung der Nucleolen sich auch auf die multinucleolären Ganglienzellen ausdehnen lässt, so muss zunächst Folgendes betont werden. Bei den uninucleolären Eiern wie Ganglienzellen kommen, wie wir oben gesehen haben, neben dem einzigen erythrophilen Hauptnucleolus in großer Menge Nebennucleolen vor, welche dasselbe färberische Verhalten wie die Nucleinkörper zeigen und zu diesen in dem gleichen Verhältnis stehen, wie es Carnoy und ich bei den multinucleolären Eiern allgemein für die Nucleolen erkannt haben, d. h. die Nebennucleolen lösen sich wiederholt in Nucleinkörper auf, um aus ihnen wieder neu zu entstehen. Die Nebennucleolen stellen also nur eine größere und besondere Art von Nucleinkörpern dar, gleich den Nucleolen der multinucleolären Eier. Bei den multinucleolären Ganglienzellen der Gastropoden haben wir ebenfalls den Nucleinkörpern gleich färbbare Nucleolen kennen gelernt, das sind die oben beschriebenen kleinen grünen (cf. Fig. 4, Taf. XXXII). Sie finden sich aber verhältnismäßig nur in so geringer Menge, dass sie schon aus diesem Grunde nicht entfernt die Bedeutung für den Kern haben

können wie die Nebennucleolen der uninucleolären Ganglienzellen resp. Eier. Wahrscheinlich stehen sie aber überhaupt nicht zu den Nucleinkörpern in solchem Wechselverhältnis, wie ich es für die Nebennucleolen der uninucleolären Ganglienzellen konstatirt habe, sondern stellen nur den Jugendzustand der rothen Nucleolen dar, wie wir gleich sehen werden. Dafür tritt aber bei den multinucleolären Ganglienzellen eine andere Form von großen Nucleinkörpern auf, das sind die Makrosomen, welche sich durch ihre mehr eckige und sehr wechselnde Gestalt von den stets mehr oder weniger kugeligen Nucleolen unterscheiden. Auch bei den uninucleolären Eiern und Ganglienzellen finden sich neben den Nebennucleolen noch Makrosomen, aber meist nur spärlicher (cf. oben das dritte Kapitel). Die Makrosomen der multinucleolären Ganglienzellen, welche oft auch eine festere Begrenzung zeigen (Figg. 10, 14), stehen nun zu den kleinen Nucleinkörpern, d. h. den Mikrosomen in denselben Beziehungen, wie die Nebennucleolen der uninucleolären Ganglienzellen resp. Eier und die Nucleolen allgemein bei den multinucleolären Eiern. Denn durchmustert man die Ganglienzellen einer Schnittserie, so trifft man unter ihnen, besonders deutlich bei *Pleurobranchus*, die denkbar größte Verschiedenheit bezüglich der Nucleinkörper, d. h. der Mikrosomen und Makrosomen: die eine Zelle (Figg. 11, 14, Taf. XXXII) enthält in ihrem Kern nur Makrosomen, entweder dicht gedrängt, oder lockerer gefügt, in welch letzterem Falle allenthalben zwischen ihnen, oft auf große Strecken, das Plastingerüst (cf. oben das dritte Kapitel) zu Tage tritt; in anderen Zellen, welche nicht selten einer der eben beschriebenen direkt benachbart liegen, zeigen sich die Makrosomen dagegen (Figg. 1, 2, Taf. XXXIII) nur auf ganz kleine Partien beschränkt und der weitaus größte Theil des Kerns ist erfüllt von den Mikrosomen, welche eng neben einander liegen. Während bei den eben geschilderten Kernformen die Nucleinkörper ganz regellos durch einander gelagert erscheinen, weisen sie bei einer dritten Art von Kernen (Fig. 15, Taf. XXXII) eine ganz ausgesprochen fädige resp. perlschnurartige und oft netzige Anordnung auf etc. (cf. das dritte Kapitel).

Entsprechend den wachsenden Eiern, multi- wie uninucleolären, machen also offenbar auch die multinucleolären Ganglienzellen während ihrer postembryonalen Entwicklung sehr wesentliche Veränderungen in ihrem Kern durch, welche zum großen Theil wahrscheinlich wieder in einer wiederholten (mikrosomalen) Auflösung und Neubildung von größeren Nucleinkörpern besteht, nur mit dem Unterschiede, dass die letzteren bei den Gastropodenganglienzellen Makrosomen,

bei den uninucleolären Eiern und Ganglienzellen dagegen Nebennucleolen und bei den multinucleolären Eiern schließlich die Nucleolen allgemein sind.

Was die rothen Nucleolen der multinucleolären Ganglienzellen selbst betrifft, so scheint, wenn wir sie im Lichte der CARNOY'schen Theorie betrachten, von ihnen zunächst das Eine festzustehen, dass sie aus den kleinen grünen allmählich sich herausbilden, wie ich dies eben (p. 626) schon bemerkt habe. Auch die rothen Nucleolen der multinucleolären Eier wie der Hauptnucleolus der uninucleolären Eier und Ganglienzellen gehen, wie wir wissen, aus einem grünen Nucleolusstadium hervor. Der Unterschied ist nur der, dass bei den letzteren der Übergang der grünen Nucleolen in die rothen in der Regel nur in den allerersten Entwicklungsstufen der Zellen und sehr schnell sich vollzieht, bei den multinucleolären Ganglienzellen dagegen wahrscheinlich während ihres ganzen Wachthums ununterbrochen und allmählicher erfolgt. Doch tritt bisweilen auch hier die Erythrophilie der Nucleolen schon sehr frühzeitig ein, wie die öfter zu beobachtende Rothfärbung noch ganz kleiner Nucleolen beweist.

Da zweitens in den jüngsten Ganglienzellen der Gastropoden die rothen Nucleolen nur in der Einzahl auftreten, später aber ihre Zahl sich mit dem Wachsthum der Zelle resp. des Kerns stetig vermehrt, ferner die größten Nucleolen sich in der Regel auch in den ältesten, d. h. größten Zellen finden, so wird hierdurch schon wahrscheinlich gemacht, dass sich die roten Nucleolen nicht sobald wieder auflösen, wie dies bei den multinucleolären Eiern der Fall ist.

Dies findet auch dadurch seine Bestätigung, dass ich in den mittelgroßen rothen Nucleolen nie eine Theilung oder Knospung resp. Sprossung beobachten konnte. Nur in den allergrößten Nucleolen glaubte ich bisweilen ein Zerfallen der grünen Randzone in kleine Stücke konstatiren zu können. Da ferner die größten Ganglienzellen, in denen meist auch die größten Nucleolenformen vorkommen, oft auffallende Unterschiede in der Zahl ihrer Nucleolen aufweisen (cf. oben p. 623), so wäre es wohl denkbar, dass bei diesen öfter eine stärkere Auflösung von Nucleolen erfolgte.

Das Auftreten von Vacuolen in den Nucleolen macht es andererseits wahrscheinlich, dass auch die Nucleolen der multinucleolären Ganglienzellen Sekrete absondern, die für den Zellkern (vielleicht auch im Zellleib) von Bedeutung sind.

In diesem Sinne würde sich auch die Thatsache am leichtesten

erklären, dass die großen Kernformen wie diejenigen der Ganglienzellen der Gastropoden multinucleolär, die kleineren dagegen, wie z. B. die der Wirbelthierganglienzellen uninucleolär sind, und die rothe Nucleolarsubstanz bei der Gastropodenganglienzelle mit dem Wachsthum des Kerns resp. der Zelle stetig zunimmt.

Betont sei zum Schluss noch Folgendes: Zwischen den kleinen grünen Nucleolen und den Makrosomen finden sich, wie wir gesehen haben, alle Übergangsformen, die Makrosomen stellen also möglicherweise ein sehr frühes Entwicklungsstadium der Nucleolen dar. Da nun die Makrosomen nur Konglomerate von Mikrosomen sind, so würde dieser Befund stark für die von Carnoy bei den multinucleolären Eiern als Regel angenommene, von mir aber hier nicht direkt beobachtete Entstehung der Nucleolen aus sich zusammenballenden kleinsten Nucleinkörpern, das sind die Auflösungskörnchen Carnoy's, sprechen.

e. Uninucleoläre Drüsenkerne.

(Taf. XXXIX, Figg. 10—25.)

Auch unter den Drüsen begegnen wir wieder denselben beiden Kerntypen, die wir schon bei den Eiern und Ganglienzellen unterschieden haben, nämlich uni- und multinucleolären Kernen. Auch hier sind die ersteren die kleineren, die letzteren die größeren Kernformen.

Die Nucleinkörper der Drüsenkerne sind, wie wir aus dem ersten Kapitel wissen, allgemein ausgezeichnet durch starken Phosphorgehalt, sie nehmen durch Jodgrünfuchsin stets einen ausgeprägten grünen Ton an.

Untersuchungsobjekte für die uninucleolären Drüsen waren namentlich die Malpighi'schen Gefäße von *Blatta*, die in Sublimat gehärtet und mit Jodgrünfuchsin gefärbt wurden. Wie wir bereits aus dem dritten Kapitel erfahren haben, zeigen die cyanophilen Nucleinkörper hier (cf. Figg. 10—24), in den verschiedenen Kernen ein sehr wechselndes Aussehen. Bald sind sie durchweg makrosomenartige, im Durchmesser aber stark variirende größere Stücke von sehr mannigfaltiger Form, bald kommen neben diesen Makrosomen in größerer oder geringerer Menge mikrosomenförmige feinere Körnchen vor, bald, aber seltener (Fig. 23), enthalten die Kerne fast ausschließlich Mikrosomen, d. h. sie sehen fein granulirt aus. Möglicherweise stehen hier Makrosomen und Mikrosomen in denselben Wechselbeziehungen wie bei den multinucleolären Ganglienzellen (cf. oben p. 626), d. h. die Makrosomen zerfallen vielleicht auch in den Kernen der Mal-

PIGHI'schen Gefäße zu gewissen Zeiten in Mikrosomen, um sich aus diesen wieder neu zu bilden. Doch muss ich betonen, dass die Makrosomen hier meist homogen aussehen und nicht gekörnt, wie bei den multinucleolären Ganglienzellen der Gastropoden.

Gegenüber diesen intensiv grünen Nucleinkörpern stechen die Nucleolen, besonders wieder in Kanadabalsam und nach Alkoholdifferenzirung, durch knallrothe Farbe scharf im Kern hervor. Sie finden sich meist in der Einzahl, oft aber auch, ähnlich wie bei den uninucleolären Ganglienzellen der Wirbelthiere, zu zweien, entweder in gleicher oder in verschiedener Größe. Selten sind es mehr.

Meist sind die Nucleolen die größten Kernelemente, öfter kommen aber auch Makrosomen von gleichem Durchmesser vor, ja bisweilen stehen die rothen Nucleolen im Umfange hinter den grünen Makrosomen weit zurück (Fig. 13).

Dieser Befund beweist wieder, dass die Rothfärbung der Nucleolen nicht durch ihre Größe, sondern durch ihre stoffliche Zusammensetzung bedingt wird.

Die größten Makrosomen nehmen oft ein nucleolusartiges Aussehen an, d. h. sie werden kugelig und schärfer begrenzt (Figg. 10—24).

Außer diesen grünen und rothen nucleolenförmigen Kugeln trifft man nun ferner nicht selten gleich große nucleolenartige Bildungen, welche weder rein grün noch rein roth aussehen, sondern einen Mischton zwischen beiden Farben in verschiedenen Nuancen zeigen (Figg. 15, 16). Man geht wohl nicht fehl, wenn man diese Nucleolen, wie die gleich gefärbten der multinucleolären Ganglienzellen (cf. oben p. 623 ff. und Fig. 1, Taf. XXXII), als Übergangsstufen zwischen den grünen und rothen ansieht und annimmt, dass die rothen allmählich aus den grünen hervorgehen. Derselbe Übergang besteht auch, wie schon oben betont, bei den multinucleolären Eiern und uninucleolären Ganglienzellen, nur vollzieht er sich bei diesen in den frühesten Entwicklungsstadien, in denen die Nucleinkörper noch gleich grün sich färben wie hier bei den MALPIGHI'schen Gefäßen dauernd.

In manchen Kernen fehlen rothe Nucleolen ganz, statt derselben trifft man dann öfter einen oder mehrere größere grüne Nucleolen (Figg. 17, 20). Bisweilen sind aber auch diese nicht vorhanden, und die Kerne enthalten nur Makrosomen und Mikrosomen. Das gilt besonders von den jüngsten (Fig. 20 links).

Die Kerne theilen sich nicht selten, wie z. B. in Fig. 20 links, wo sie noch dicht neben einander liegen. Aus diesen jungen Kernen

gehen wahrscheinlich die älteren in der Weise hervor, dass zuerst eins der Makrosomen nucleolenartig sich abrundet und dann unter Veränderung seiner Färbbarkeit allmählich in einen rothen Nucleolus sich verwandelt.

Genau dieselben Verhältnisse, wie ich sie eben für die Malpighischen Verhältnisse geschildert habe, kehren in gewissen Epithelzellen des Darmtractus von *Blatta* (Fig. 25, Taf. XXXIX) wieder, welche eine sekretorische Thätigkeit entfalten.

In beiden Kernarten, d. h. sowohl in den Malpighi'schen Schläuchen wie in dem Darmepithel von *Blatta*, begegnet man allenthalben neben den grünen Kernen und den letzteren oft direkt benachbart, solchen, deren Inhaltskörper alle entweder einen rothen oder röthlich violetten Ton zeigen (Figg. 21 25, Taf. XXXIX). Ich glaube, dass wir es hier mit den Kernen untergehender Zellen zu thun haben, wie solche ja in vielen Drüsenzellen vorkommen, und vertrete diese Auffassung besonders auf Grund bestimmter Befunde bei den Ganglienzellen der Wirbelthiere, speciell der Säugethiere. Hier trifft man nämlich häufig im Spinalganglion absterbende Zellen, über welche ich bereits vor Jahren berichtet habe, und über die ich mich in einer besonderen Abhandlung dieser Zellstudien noch einmal eingehender auslassen werde. In den Kernen dieser Zellen färben sich nun die Nucleinkörper nie violett wie in den normalen Zellen, sondern stets fast gleich roth wie der Hauptnucleolus (Fig. 32, Taf. XXXIII).

Bisweilen, aber selten, trifft man den rothen Nucleolus in den Malpighi'schen Gefäßen von *Blatta* in deutlicher Theilung begriffen und in viele Stücke zerfallen (Fig. 12, Taf. XXXIX). Dass die letzteren in Beziehung zu den Nucleinkörpern treten war nicht zu erweisen.

Die bisher angeführten Beobachtungen beziehen sich namentlich auf Kanadabalsampräparate, die durch absoluten Alkohol differenzirt worden waren. In Glycerin nehmen die Nucleinkörper der Malpighi'schen Gefäße bei der Differenzirung oft einen mehr bläulichen Ton an, die Nucleolen selbst aber entfärben sich meist ziemlich schnell und sind dann oft nur schwer zu unterscheiden. Die röthliche Färbung der Nucleolen erhält sich am längsten in ihrem Inneren, meist aber nur in ganz schwachem Tone, während die Randzone dagegen in der Regel eine blaue Färbung bewahrt. Noch deutlicher erscheint dies bei den Nucleolen des Darmepithels von *Blatta*.

Wir finden hier also eine ganz ähnliche Differenzirung der Nucleolen, wie wir sie in den allerjüngsten multinucleolären Eizellen (cf. Figg. 3*a*—3*c* von Taf. XXXVII) und uninucleolären Ganglienzellen

(cf. Fig. 3, Taf. XXXIV) mit noch grün färbbaren Nucleinkörpern angetroffen haben.

Bemerkt sei noch Folgendes über die Glycerinpräparate: Da die Nucleolen der Drüsenzellen von *Blatta* verhältnismäßig nur klein sind, so schimmern die im Schnitt darüber oder darunter befindlichen grünen Nucleinkörper des Kerns öfter durch, in Folge dessen der in seinem Inneren stark verblasste Nucleolus durchweg grünlich erscheint. Dasselbe haben wir schon oben bei den jüngsten multinucleolären Eiern konstatirt (cf. oben p. 594).

f. Multinucleoläre Drüsenkerne.

(Taf. XXXVIII, Figg. 31—35, XXXIX, Figg. 1—9.)

Ich habe sie bei den verschiedensten Drüsen getroffen, aber stets wieder nur in solchen, die durch sehr große Kerne ausgezeichnet waren. Eingehender habe ich sie in den Spinndrüsen der Raupen, speciell bei *Saturnia Pernyi* untersucht, und zwar auf vier verschiedenen Entwicklungsstadien. Die Raupen, die ich mir selbst gezüchtet hatte, wurden in Sublimat gehärtet, und die Schnitte wieder mit Jodgrünfuchsin behandelt. Die wie bei allen Drüsen intensiv grün sich färbenden Nucleinkörper (Figg. 1—9, Taf. XXXIX) sind meist mikrosomenartig klein, bisweilen (Fig. 1) treten aber neben den Mikrosomen auch größere Makrosomen auf.

Durchmustert man die Schnitte der Spinndrüsen von *Saturnia* bei starker Vergrößerung in Kanadabalsameinschluss, d. h. nach Differenzirung mit absolutem Alkohol, so trifft man sehr verschieden gebaute Kerne meist in demselben Schlauche direkt benachbart: Die einen, mag man sie durch noch so viel Schnitte einer Serie verfolgen, zeigen nie eine Spur von roth färbbarer Nucleolarsubstanz, in anderen trifft man nur einige wenige rothe Nucleolen, auf einem Schnitt oft nur einen einzigen (Fig. 9, Taf. XXXIX), während dagegen eine dritte Art von Kernen einen großen Reichthum an solchen knallrothen Nucleolen aufweist (Figg. 2, 5—8), welche in dem sonst grünen Kerne scharf hervorstechen. Auf dünnen Schnitten entfärben sie sich bei längerer Differenzirung stark, so dass sie oft nur bei genauem Zusehen zu erkennen sind (Fig. 5).

Die rothen Nucleolen sind sehr verschieden groß, manche nur so klein, wie die Mikrosomen unter den Nucleinkörpern, andere dagegen erreichen einen ziemlich ansehnlichen Durchmesser. Zwischen beiden finden sich alle Übergänge. Die kleineren Nucleolen sehen meist kompakt aus, während die größeren sehr oft eine stark

färbbare Randzone und ein helleres Centrum unterscheiden lassen, ja bisweilen direkt ringförmig erscheinen (Figg. 5—8). Einen ähnlichen Bau der Nucleolen haben wir oben schon bei den verschiedensten Arten von Kernen konstatirt. Besonders bei den mittelgroßen Raupen begegnete ich öfter in den Spinndrüsen auffallenden großen Nucleolen mit sehr deutlichen und theilweise sehr eigenartigen Strukturen (Figg. 7, 8). Die größten hatten nur eine sehr dünne dunkelrothe Randzone. Ihr Inneres erschien viel matter roth gefärbt und bisweilen wie fein granulirt. Je kleiner sie wurden, desto entwickelter zeigte sich die dunkelrothe Randzone, bis schließlich die kleinsten, wie bemerkt, durchweg gleichmäßig intensiv roth gefärbt waren (Fig. 7). Die mittelgroßen Nucleolen enthielten nicht selten in ihrem helleren Inneren ein nucleololusartig grobes stark gefärbtes Korn, welches meist der gleich rothen Randzone ansaß und an die Nucleolusbildungen erinnerte, die wir besonders bei den uninucleolären Ganglienzellen im Hauptnucleolus getroffen haben (Fig. 8).

Bezüglich des Baues der Speicheldrüsen der Raupen ist bekanntlich vor Jahren ein Streit zwischen Korschelt[1] und Meves[2] resp. Flemming[3] entbrannt. Ersterer behauptete, dass die Spinndrüsenkerne aus erythrophilen Mikrosomen (im Sinne des Heidenhain'schen Oxychromatin cf. oben p. 514) und cyanophilen Makrosomen beständen, Nucleolen aber nicht unterscheiden ließen, während die letzteren gleich mir (cf. Figg. 2—9 auf Taf. XXXIX) hier cyanophile Mikrosomen und erythrophile kugelige Nucleolen beschrieben und abbildeten.

Wenn ein so erfahrener und sorgfältiger Beobachter wie Korschelt mit solcher Beharrlichkeit[4] die Richtigkeit seiner Befunde vertritt, so entsprechen sie zweifelsohne auch thatsächlichen Verhältnissen. Zur Erklärung des Gegensatzes zwischen ihm und mir, resp. Meves und Flemming sei Folgendes bemerkt.

Was zunächst die Angabe Korschelt's betrifft, dass die Mikrosomen erythrophil sind, so muss vor Allem daran erinnert werden, dass nach meinen Beobachtungen die rothen Nucleolen einerseits in

---

[1] Korschelt, a) Über die Struktur der Kerne in den Spinndrüsen der Raupen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVII. 1896. — b) Über den Bau der Kerne in den Spinndrüsen der Raupen. Ibid. Bd. XLIX. 1897.

[2] Meves, Zur Struktur der Kerne in den Spinndrüsen der Raupen. Ibid. Bd. XLVIII. 1897.

[3] Merkel-Bonnet, Ergebnisse der Anat. und Entw. »Zelle«. 1895.

[4] Cf. die zweite Arbeit Korschelt's, Arch. f. mikr. Anat., 1897, in welcher er die gegentheiligen Angaben von Meves bekämpft.

manchen Kernen ganz fehlen, in den anderen aber in sehr wechselnder Menge und Größe vorkommen, andererseits oft mikrosomenartig klein sind (cf. die Fig. 2 auf Taf. XXXIX). Wir können uns wohl denken, dass bei manchen Raupen — KORSCHELT haben zudem ganz andere Untersuchungsobjekte, d. h. ausschließlich die Raupen einheimischer Schmetterlinge vorgelegen als mir — in gewissen Drüsenkernen die mikrosomenartig kleinen rothen von mir als Nucleolen gedeuteten Kügelchen noch bedeutend mehr zunehmen, als ich es beobachtet und in den Figg. 2—9 der Taf. XXXIX abgebildet habe, so dass die grünen Mikrosomen ganz verschwinden.

Es wäre sehr möglich, dass in den verschiedenen physiologischen Zuständen der Drüsen der Phosphorgehalt und im Zusammenhang damit auch die Färbbarkeit (cf. oben p. 502) der Mikrosomen stark sich veränderte. Bemerkenswerth bliebe dann aber, dass die Mikrosomen genau denselben rothen Farbenton zeigen wie die großen unzweifelhaften Nucleolen und mit diesen durch alle Zwischenformen bezüglich der Größe und Struktur verbunden sind.

Was den zweiten Punkt betrifft, in welchem KORSCHELT von MEVES resp. mir abweicht, so muss ich betonen, dass auch ich neben den Mikrosomen öfter cyanophile Makrosomen beobachtet habe (cf. oben p. 631), und MEVES einen gleichlautenden Befund verzeichnet. Die cyanophilen Makrosomen erreichen oft sogar sehr bedeutende Dimensionen, treten dann allerdings nur in sehr beschränkter Zahl (1 oder 2) im Kern auf, wie ich bei dem zweitältesten Raupenstadium — aber auch nur in diesem, was ich betonen muss — konstatiren konnte (cf. Fig. 3 und 4 auf Taf. XXXIX). Neben diesen großen cyanophilen Makrosomen konnte ich dann einige Mal hier deutlich erythrophile Mikrosomen unterscheiden. Solche Kernbilder kommen dann schon den KORSCHELT'schen nahe[1].

Auch KORSCHELT betont, dass in den verschiedenen Kernen Makrosomen und Mikrosomen quantitativ stark wechseln und manche Kerne nur aus letzteren bestehen. Nach seinen Abbildungen treten aber bei den von ihm untersuchten Raupen die Makrosomen numerisch ungleich entwickelter auf, als ich sie bei der von mir benutzten *Saturnia pernyi* je annähernd beobachtet habe.

[1] Ich wurde auf diese riesigen Makrosomen zuerst auf Glycerinpräparaten aufmerksam und habe sie aus solchen in Fig. 3 und 4 der Taf. XXXIX abgebildet. Sie zeigten hier denselben intensiv grünen Farbenton wie die Nucleinkörper. Auch nach Alkoholdifferenzirung und Einschluss in Kanadabalsam färbten sie sich nicht roth, sie können demnach keine Nucleolen sein.

In ähnlicher Weise, wie ich eben, hat schon KORSCHELT versucht den Gegensatz zwischen seinen und MEVES' Beobachtungen zu deuten, indem er schreibt: »Wenn man von einer etwaigen Verschiedenheit der verwendeten Farbstoffe absieht, könnte eine Erklärung des völligen Auseinandergehens unserer Ergebnisse darin gefunden werden, dass man eine Änderung nicht nur in den morphologischen, sondern auch den physikalisch-chemischen Elementen des Kerns in verschiedenen Thätigkeits- (Sekretions-) zuständen der Drüsenzelle annähme. Ich selbst bin jedenfalls geneigt, weitgehende Umänderungen in der Beschaffenheit der Kerne anzunehmen und habe solche auch gerade für die Spinndrüsenkerne beschrieben. Wo solche bedeutende morphologische oder Strukturveränderungen im Kern sich abspielen, wird auch die Möglichkeit des Vollzugs physikalisch-chemischer Umänderungen nichts Unwahrscheinliches an sich haben.«

KORSCHELT konstatirte ferner, dass die Makrosomen oft deutlich gekörnt sind und nimmt zur Erklärung dieses Befundes an, dass die Mikrosomen zu den Makrosomen zusammentreten können; da andererseits nach KORSCHELT in vielen Kernen die Makrosomen sehr entwickelt sind, in anderen aber gegenüber den Mikrosomen stark zurücktreten oder ganz fehlen, so liegen in den von KORSCHELT beobachteten Spinndrüsen die Kernverhältnisse ganz ähnlich, wie ich sie für die multinucleolären Ganglienzellen beschrieben habe, bei denen die Makrosomen auch nur Konglomerate von Mikrosomen darstellen, ferner Makrosomen und Mikrosomen in den verschiedenen Kernen quantitativ stark differiren (cf. oben p. 626), nur mit dem Unterschiede, dass hier Mikrosomen wie Makrosomen stets ausgesprochen cyanophil sind.

Am Schluss seines zweiten Aufsatzes[1] sagt KORSCHELT Folgendes: »Ob man überhaupt achromatische, chromatische Substanz und Nucleolen in allen Kernen so scharf aus einander halten kann, wie dies vielfach geschieht, ist mir höchst zweifelhaft. Wenn man in verschiedenen Zuständen der Kerne Nucleolen auftreten und wieder schwinden sieht, wird man annehmen müssen, dass sie sich aus den sogenannten achromatischen oder chromatischen Substanzen des Kerns, vielleicht aus beiden, herausbilden. So können sich möglicherweise auch die von mir als Makrosomen bezeichneten Theile in Nucleolen umbilden und das von MEVES angegebene Auftreten von Vacuolen in ihnen würde damit seine Erklärung finden.«

---

[1] KORSCHELT, Archiv f. mikr. Anat. Bd. XLIX.

Korschelt vertritt also hier eine der Carnoy'schen sehr ähnliche Auffassung, welche vielleicht auch für die Spinndrüsenkerne nach vielen Seiten das Richtige trifft. Da die Nucleolen der Spinndrüsenkerne oft eine ganz ähnliche Differenzirung aufweisen (cf. Figg. 2 bis 8 auf Taf. XXXIX), wie die zur Auflösung in Nucleinkörper bestimmten Knospen der Mutternucleolen der multinucleolären Eier (cf. Figg. 5 bis 12 auf Taf. XXXV), in so fern sich auch bei ihnen die färbbare Substanz sehr oft peripher koncentrirt, so dass sie nicht selten ebenfalls ringförmig werden, so sind diese Strukturen möglicherweise auch in gleichem Sinne zu deuten. Doch sei betont, dass ich einen Zerfall der Randzone der Nucleolen in Nucleinkörper bei *Saturnia* nie beobachtet habe, auch bleibt diese Randzone hier meist deutlich roth gefärbt, während sie bei den multinucleolären Eiern die Färbung der Nucleinkörper annimmt. Es ist daher auch nicht ausgeschlossen, dass die mannigfaltigen Strukturen der rothen Nucleolen, die Nucleololen etc. (Fig. 8, Taf. XXXIX) wieder der Ausdruck der verschiedenen Sekretionszustände sind, in denen sich die Nucleolen befinden, in dem Sinne, in welchem ich mich oben (p. 616 ff.) ausgesprochen habe.

Die Thatsache, dass oft direkt benachbarte Kerne eines Spinndrüsenschlauches (cf. oben p. 631) bald nur cyanophile Mikrosomen, bald neben diesen rothe Nucleolen in sehr wechselnder Menge und Größe enthalten (cf. die Figg. 2—9 auf Taf. XXXIX), beweist jedenfalls schlagend, dass auch hier die rothen Nucleolen aus den cyanophilen Mikrosomen hervorgehen, wie ich dies oben schon für die verschiedensten Kernarten nachgewiesen habe (cf. auch den Anhang p. 674).

Multinucleoläre Drüsenkerne habe ich ferner noch in dem ein Exkretionsorgan darstellenden Seitengefäß von *Ascaris* und in den Beindrüsen von *Phronima* getroffen, sie aber hier nicht eingehender untersucht. Im übrigen Bau weichen diese beiden aber sowohl von denjenigen der Spinndrüsen von *Saturnia* als unter einander stark ab (cf. oben drittes Kapitel).

Der große Kern des **Seitengefäßes** von **Ascaris** (Figg. 31 *A* und 31 *B*, Taf. XXXVIII) erinnert an die multinucleolären Ganglienzellkerne der Gastropoden. Gleich wie bei diesen ist er von einer großen Anzahl sehr verschieden dicker Nucleolen erfüllt. Einen Zerfall der Nucleolen habe ich nicht bemerkt, doch waren meine Untersuchungen zu oberflächlich, um ihn bestimmt in Abrede stellen zu können. Die Nucleinkörper sind theils Mikrosomen theils Makrosomen. Möglicherweise stellen die letzteren auch hier den Ausgangspunkt

für die Nucleolenbildung dar, wie wir es bei den multinucleolären Ganglienzellen als wahrscheinlich, bei den MALPIGHI'schen Gefäßen von *Blatta* aber als fast zweifellos erkannt haben.

Bei den **Beindrüsen** von **Phronima** liegen die Nucleolen meist in den Nucleinkörperanhäufungen (cf. oben das dritte Kapitel) so versteckt, dass sie bei Färbung durch Pikrokarmin (Figg. 32—34, Taf. XXXVIII) kaum zur Unterscheidung gelangen. Nach Jodgrünfuchsinbehandlung treten sie dagegen, besonders in Kanadabalsam und nach Differenzirung durch absoluten Alkohol, stets scharf hervor (Fig. 35, Taf. XXXVIII). Eben so heben sie sich auch auf Hämatoxylinpräparaten noch ziemlich deutlich durch röthliche Färbung gegenüber den dunkelblauen Nucleinkörpern ab. Sie finden sich meist in beträchtlicher Zahl und zeigen wieder große Schwankungen im Durchmesser.

g. Muskelkerne.

(Taf. XXXVIII, Figg. 13—21.)

Die Nucleolen der Muskelkerne habe ich bei *Ascaris* näher untersucht und zwar auf Schnitten von Stücken, die mit Osmiumsäure gehärtet und durch Pikrokarmin nachgefärbt waren, eine Behandlung, welche die Nucleolen sehr scharf hervortreten lässt (cf. oben p. 624).

Die Muskelkerne (Figg. 13—21, Taf. XXXVIII) von *Ascaris* kommen im Durchmesser etwa den oben beschriebenen Ganglienzellkernen der Wirbelthiere gleich und gehören wie diese (und überhaupt alle kleineren Kernformen) dem uninucleolären Typus an. Im Vergleich zu dem riesigen Umfang der Muskelzellen von *Ascaris* selbst sind ihre Kerne nur verschwindend klein, ein B e w e i s, d a s s d i e M u l t i n u c l e o l a r i t ä t n u r H a n d i n H a n d m i t d e r G r ö ß e d e r K e r n e n i c h t a b e r m i t d e r j e n i g e n d e r Z e l l e n s e l b s t g e h t (cf. oben p. 561). Wie bei den uninucleolären Ganglienzellen der Wirbelthiere kommen auch in den Muskelzellkernen von *Ascaris* öfter nicht nur ein, sondern zwei bis drei Nucleolen vor. Ja bisweilen enthält der Kern eine noch größere Zahl. Das sind aber Ausnahmezustände, welche wahrscheinlich mit einer Auflösung der Nucleolen im Zusammenhang stehen, da die letzteren in diesem Falle Strukturen annehmen, wie wir sie beim Zerfall der Nucleolen der multinucleolären Eier des Frosches getroffen haben.

Ist nur ein Nucleolus vorhanden, so zeigt dieser, abgesehen von einer bald mehr bald weniger entwickelten durch dunklere Färbung

ausgezeichneten Randzone, meist keine weiteren Strukturen in seinem Inneren, sondern ein homogenes Aussehen (Fig. 19).

Treten mehrere Nucleolen auf, so sind diese, wie das die Fig. 21 wahrscheinlich macht, durch Theilung aus dem ersten hervorgegangen.

Diese Theilstücke zeigen oft noch denselben Bau wie der Mutternucleolus, meist aber verändern sie sich in sehr ähnlicher Weise wie wir es an den zur Auflösung bestimmten Knospen der Mutternucleolen bei den multinucleolären Eiern beobachtet haben. So trifft man zunächst oft Nucleolen, welche die dunkle Randzone besonders stark entwickelt zeigen oder direkt ringförmig sind (Figg. 13, 18, Taf. XXXVIII), d. h. es tritt bei ihnen genau wie bei den Knospen der multinucleolären Eier eine periphere Koncentrirung der Nucleolarsubstanz in wachsendem Maße ein. Bei den multinucleolären Eiern des Frosches erfolgt ein Zerfall der Randzone in kleine Nucleinkörper. Auch bei den Muskelkernen von *Ascaris* erscheint die Randzone der Nucleolen bisweilen nicht ganz geschlossen, sondern in bestimmten Fällen wie in Körner aufgelöst.

Sehr interessant ist ferner die Beobachtung, dass die ringförmigen Stücke sich oft knospenartig von den noch kompakten Mutternucleolen abschnüren, wie dies Fig. 18 zeigt. Häufig kommt nicht ein einziger großer, sondern viele kleine Ringe zur Loslösung (Fig. 17).

Nicht selten traf ich solche Ringe in großer Zahl und von sehr verschiedenem Durchmesser peripher einer feinkörnigen Masse aufgelagert, welche durch dunklere Färbung von dem übrigen Kerninhalt abstach und in ihren Umrissen mit der Form und Größe eines großen Mutternucleolus übereinstimmte (Fig. 13). Offenbar haben wir es in derselben mit den Resten eines theilweise in Ringe zerfallenden Mutternucleolus zu thun.

Bisweilen wächst ein Mutternucleolus zu bedeutenderer Größe heran und löst sich dann in feine Körnchen oder Ringe auf. Die Figg. 20, 17, 14 zeigen drei verschiedene Stadien dieser Auflösung eines großen Nucleolus. In Fig. 17 und 14 erscheint dieser Nucleolus nur noch als ein kaum mehr scharf begrenzter rundlicher Haufen feiner Körnchen, der durch stärkere Färbung in dem Kern hervortritt.

Öfter sieht man Nucleolen der gewöhnlichen Größe von einem Schwarm solcher feiner dunkler Körnchen umgeben, welcher möglicherweise auch nur das Auflösungsprodukt eines großen Mutternucleolus darstellt (Fig. 18). In diesem Wolkenschwarm kann man oft bei genauerem Zusehen noch die schwachen Umrisse von Ringen unterscheiden (Fig. 18).

Bisweilen sieht man auch kleinere Nucleolen, resp. Theilstücke gleich feinkörnig zerfallen (Fig. 20). Also alles Anklänge an die oben beschriebenen Auflösungserscheinungen der Nucleolen der multi- und uninucleolären Eier!

Einmal traf ich (Fig. 14) eine lange Perlschnur dicker dunkelrother Stücke, die durch helle Zwischenglieder mit einander verbunden waren. Diese Perlschnur entspricht im Bau also vollständig gewissen Perlschnüren, die ich im Ei des Frosches aus den Mutternucleolen durch fortgesetzte Theilung hervorgehen sah (cf. z. B. Fig. 14, Taf. XXXV). Rechts neben der Perlschnur und oberhalb des großen hellen Nucleolus bei *a* liegt in Fig. 14, Taf. XXXVIII ein kugeliges Stück, das wie ein abgelöstes Glied dieser Perlschnur aussieht und peripher wieder in mehrere kleinere dunkle Stücke zerfallen ist, genau wie ich es auch für den Frosch beschrieben habe (cf. Taf. XXXV z. B. Fig. 2, Fig. 5 bei *a*, *d*, *e* etc.).

Die von CARNOY und von mir bei den multinucleolären Eiern beobachtete Auflösung der Nucleolen ist also offenbar keineswegs auf die Eier beschränkt, sondern hat auch unter den Gewebszellen Verbreitung.

Meine Beobachtung über die Nucleolarverhältnisse der Metazoen will ich mit ein paar kurzen Bemerkungen über die Nucleolen der kleinen im zweiten Kapitel (cf. p. 509) erwähnten cyanophilen Kerne beschließen, bei denen die Grünfärbbarkeit der Nucleinkörper meist Hand in Hand mit starker Theilungsfähigkeit der Zelle geht (cf. oben p. 510 ff.). Ich meine besonders die Neurogliakerne der Wirbelthiere und die Follikelepithelkerne des Säugethiereies. Sie gehören wie alle kleinen Kerne dem uninucleolären Typus an und zeigen nach Jodgrünfuchsinbehandlung und Differenzirung durch absoluten Alkohol auf Kanadabalsamschnitten meist deutlich einen, bisweilen auch zwei, selten mehr, intensiv rothfärbbare Nucleolen. Wahrscheinlich kommen daneben aber ähnlich wie z. B. bei den im Wesentlichen gleich gebauten uninucleolären Drüsenkernen der MALPIGHI'schen Gefäße von *Blatta* auch Jugendzustände ohne rothfärbbare Nucleolen vor. Die Rothfärbbarkeit der Nucleolen ist auch hier wieder besonders im Inneren stärker entwickelt. Wenigstens zeigen Glycerinschnitte, auf denen das Roth schnell vergeht, das Centrum stets heller und noch mit rosa Nuance (cf. p. 594 u. 631), die Randzone aber deutlich grün gefärbt. Bei starker Differenzirung durch absoluten Alkohol zeigen

auch Kanadabalsamschnitte oft das centrale Roth nur noch ganz schwach oder gar nicht mehr (cf. Taf. XXXVIII, Fig. 1 *fepk*).

h. Protozoen.

A. Infusorien.

(Taf. XXXVIII, Fig. 22—26.)

Differenzirt man mit Sublimat gehärtete und durch Jodgrünfuchsin gefärbte Exemplare von *Stylonychia* durch Glycerin, so sieht man (Fig. 26) den Makronucleolus ganz erfüllt von grünen Nucleolen sehr verschiedener Größe, denen gegenüber die gleich grünen Mikrosomen und Makrosomen stark zurücktreten (cf. oben drittes Kapitel, p. 545). Die Nucleolen erscheinen bald kompakt, meist aber differenzirt in eine dunkler grüne Randzone und helleres Centrum. Es findet also auch hier, wie bei vielen Metazoen, eine periphere Anhäufung der Nucleolarsubstanz statt. In derselben Weise behandelte Thiere von *Paramaecium* (Figg. 22, 23) und *Stentor* (Fig. 25) zeigen im Wesentlichen den gleichen Bau, nur treten die Nucleolen in viel geringerer Zahl auf. Bei *Paramaecium*, wo sie noch ziemlich häufig sind, koncentrirt sich in ihnen besonders oft die Substanz peripher, bisweilen in dem Maße, dass sie direkt ringförmig aussehen (Fig. 23). *Stentor* zeigt in der Fig. 25 nur einige wenige ganz kleine Nucleolen, enthält aber daneben noch etwas größere, welche in der abgebildeten Lage des Kerns nicht deutlich wurden. Lässt man isolirte Kerne von *Stentor* unter dem Deckglas rollen, so beobachtet man oft in ihnen einen sehr großen grünen Nucleolus. Doch habe ich nicht entscheiden können, ob wir es hier mit einem ständigen Gebilde der *Stentor*-Kerne zu thun haben (cf. oben drittes Kapitel).

Die sichere Entscheidung, ob die Kerne der Infusorien roth färbbare Nucleolarsubstanz enthalten oder nicht, giebt nur Alkoholdifferenzirung mit nachfolgendem Kanadabalsameinschluss, da, wie schon öfter für die Metazoenkerne bemerkt, durch Glycerin die rothen Nucleolen sehr leicht verblassen und undeutlich werden, während sie in Kanadabalsam und nach Differenzirung durch absoluten Alkohol stets dauernd durch knallrothe Farbe im Kern scharf hervorstechen. Die Alkoholdifferenzirung ist aber bei den Protozoen ungleich schwieriger als die Behandlung mit Glycerin. Ich habe nur von *Stentor* gut differenzirte Kanadabalsampräparate erhalten, aber auf diesen nie eine Rothfärbung der Nucleolen erkennen können. Selbst der große eben erwähnte Nucleolus zeigte sich ausgeprägt cyanophil. Da ferner auf den Glycerinpräparaten der Zellleib der Infusorien stets deutlich

erythrophil im Gegensatz zu dem cyanophilen Kern reagirte (cf. Fig. 26), im Kern sich aber auch bei *Stylonychia* und *Paramaecium* nie auch nur eine Spur von roth färbbarer Nucleolarsubstanz entdecken ließ, so bleiben die Nucleolen der Infusorien höchst wahrscheinlich auf dem grünen Zustande dauernd stehen, den wir bei den Metazoen als Ausgangsstadium der rothen Nucleolen entweder nur in der frühesten Entwicklungsstufe der Zellen (multinucleoläre Eier cf. oben p. 592, uninucleoläre Ganglienzellen cf. oben p. 612 ff.) oder auch noch später (multinucleoläre Ganglienzellen cf. oben p. 627, uninucleoläre Drüsenzellen cf. oben p. 629) kennen gelernt haben. Wie schon bemerkt, finden sich die Nucleolen in allen Größen vor. Wahrscheinlich stellen auch hier wieder die größten die ältesten, die kleinsten die jüngsten Nucleolenformen dar (cf. hierüber auch die multinucleolären Ganglienzellen p. 624, 627 und Figg. 1, 6, Taf. XXXII). Ob die kleinsten Nucleolen aus den Makrosomen hervorgehen (cf. oben p. 628), oder ob die Mikrosomen vielleicht selbständig zu einem Nucleolus heranwachsen, wie dies auch Carnoy bei den multinucleolären Eiern für manche Fälle annimmt (cf. oben p. 562), habe ich nicht entscheiden können. Die Strukturverhältnisse besonders der *Stentor*-Kerne sprechen stark für den letzteren Modus.

Bemerken will ich, dass bei einem Infusor, dessen Identität ich nicht genau feststellen konnte, die Nucleolen durchweg einen ausgeprägt körnigen Bau zeigten und die Körnchen derselben in der Stärke ziemlich genau mit den Mikrosomen übereinstimmten (Fig. 24, Taf. XXXVIII). Möglicherweise haben wir es hier mit Nucleolen zu thun, die sich im Carnoy'schen Sinne neugebildet haben, d. h. durch Zusammenballen einer großen Anzahl von Mikrosomen entstanden sind. Doch könnte eben so gut wieder ein Zerfall der Nucleolen in Mikrosomen vorliegen (cf. z. B. oben p. 582 über die zweitheiligen Nucleolen des Froscheies). Eingehendere Untersuchungen würden hier sehr nothwendig sein und wahrscheinlich diesbezüglich sehr interessante Resultate zu Tage fördern.

B. Actinosphaerium.

(Taf. XXXVIII, Fig. 27—30.)

Nucleolen habe ich hier überhaupt nicht nachweisen können, sondern nur Makrosomen und Mikrosomen. R. Hertwig[1] giebt an, dass in den encystirten Actinosphärien den rothen Nucleolen der

---

[1] R. Hertwig, l. c.

Metazoen entsprechende Bildungen vorkommen, solche den freien Formen aber fehlen. Das letztere kann ich bestätigen. Ich habe nur frei lebende Thiere untersucht, hier aber weder grüne noch rothe Nucleolen getroffen.

Was die Makrosomen anbetrifft, so weisen diese in den einzelnen Kernen eine ganz unglaubliche Verschiedenheit auf, sowohl was die Menge als die Größe und die Form anbelangt (cf. oben das dritte Kapitel p. 547), so dass zweifelsohne eine ununterbrochene Auflösung derselben in Mikrosomen und Neubildung aus letzteren erfolgt, d. h. also ähnliche Verhältnisse vorliegen, wie wir sie oben bei den multinucleolären Ganglienzellen zwischen Mikrosomen und Makrosomen, bei den uninucleolären Eiern und Ganglienzellen zwischen Mikrosomen und Nebennucleolen und bei den multinucleolären Eiern zwischen Mikrosomen und Nucleolen allgemein gefunden haben.

I. Anhang.

A. Die zweitheiligen Nucleolen der Autoren und ihre Deutung.

Durch meine eingehenden Untersuchungen der Nucleolen bin ich, wie ich glaube, auf den richtigen Weg gewiesen worden, wie die zweitheiligen Nucleolen der Autoren zu deuten sind.

Einer der Ersten, der auf sie aufmerksam machte, war LEYDIG[1], speciell bei den Eiern von *Cyclas cornea*. Genauer untersucht wurde diese Art Nucleolen zuerst von FLEMMING[2], ebenfalls bei Lamellibranchiaten. Er unterschied hier an den Keimflecken einen kleineren stark lichtbrechenden, intensiv färbbaren Theil und einen größeren blasseren schwächer chromatischen Abschnitt von derselben Lichtbrechung, Quellbarkeit und Tinktionsfähigkeit wie die kleineren Nebennucleolen, die gleichzeitig neben dem großen zweitheiligen Hauptnucleolus auftreten. Entweder hingen die beiden, sich so verschieden verhaltenden Partien des Hauptnucleolus zusammen, oder sie traten nur mit einander in Berührung oder lagen selbst ganz getrennt. Ganz ähnliche Verhältnisse konstatirte O.

---

[1] LEYDIG, Über *Cyclas cornea*. Arch. f. Anat. u. Phys. 1855.

[2] FLEMMING, a) Studien zu der Entwicklungsgesch. der Najaden. Sitzungsberichte d. Kais. Akad. zu Wien. Bd. LXXI. Abth. III. — b) Über die ersten Entwicklungserscheinungen am Ei der Teichmuschel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. X. 1874. — c) l. c.

Hertwig[1] von den Keimflecken und zwar nicht nur bei den Lamellibranchiaten, sondern bei noch verschiedenen anderen Wirbellosen. Auch Häcker[2] schließt sich in der Deutung der beiden Abschnitte der zweitheiligen Nucleolen Flemming an. Nach Obst[3], welcher die zweitheiligen Keimflecke zuerst mit rothblauen Farbenstoffgemischen untersuchte, setzen sich dieselben bei Pulmonaten, Lamellibranchiaten und Spinnen aus cyanophiler und erythrophiler Substanz zusammen, aber in sehr wechselndem Verhältnis, indem bald die eine, bald die andere überwiegt. List[4] behandelte die zweitheiligen Keimflecke von *Mythilus* und *Pholas* mit gelbem Blutlaugensalz und Salzsäure und konstatirte, dass die Nebennucleolarsubstanz im Sinne Flemming's die typische Berliner Blaureaktion zeigte, der von Flemming als stark lichtbrechend und stärker färbbar charakterisirte Abschnitt der doppeltheiligen Nucleolen aber farblos blieb. List bezeichnet nur den letzteren als Hauptnucleolus, seine Substanz nennt er »Nuclein«, und die Nebennuclearmasse »Paranuclein«. Bei Nachfärbung mit Karmin tingirte sich nur sein »Nuclein« roth. Es entstand so auch eine Doppelfärbung der zweitheiligen Nucleolen, aber in einem anderen Sinne als bei den gewöhnlichen rothblauen Farbstoffgemischen, wie Obst und ich sie angewandt haben, in so fern bei diesen die Rothfärbung gerade die nucleinfreien (resp. sehr nucleinarmen) Theile kennzeichnet[5].

Was meine eigenen Untersuchungen über diesen Gegenstand betrifft, so liegen die ersten derselben weit zurück und sind schon längst veröffentlicht[6], aber bisher vollständig übersehen worden. Sie beziehen sich im Gegensatz zu den eben mitgetheilten Befunden nicht auf die

---

[1] O. Hertwig, Beiträge zur Kenntnis der Bildung und Befruchtung der thierischen Eier. Morphol. Jahrb. Bd. I—IV.

[2] Häcker, l. c.

[3] Obst, Untersuchungen über das Verhalten der Nucleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoiden. Diese Zeitschr. Bd. LXVI. Jahrg. 1899.

[4] List, Beiträge zur Chemie der Zelle und Gewebe. Mitth. aus der Zool. Station zu Neapel. 1896.

[5] Die Nucleolen der multinucleolären Eier der niederen Wirbelthiere färbten bei der List'schen Methode sich auch blau. List nennt sie darum gleich Häcker ebenfalls Nebennucleolen. Dasselbe trat aber auch ein bei den Nucleolen der Gewebszellen (der Mollusken und der Vertebraten), eben so bei dem Hauptnucleolus der (uninucleolären) Eier der Echinodermen, deren Substanz List desshalb im Gegensatz zu Häcker, Flemming und mir ebenfalls als Nebennucleolarsubstanz betrachtet.

[6] Rohde, Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Polychäten. Schneider's Zool. Beitr. Bd. II.

Keimflecke der Eier, sondern auf die Ganglienzellen, bei denen, so viel ich weiß, von anderer Seite zweitheilige Nucleolen noch nicht konstatirt worden sind, und zwar speciell auf die Ganglienzellen der Polychäten. Hier treten ebenfalls doppeltheilige Nucleolen auf, aber nicht in allen Zellen, sondern nur in den größten, welche auch sonst von den kleineren sich im Bau unterscheiden, wie ich in der eben citirten Arbeit des Weiteren ausgeführt habe. Diese zweitheiligen Nucleolen zeigen genau dasselbe Verhalten, wie es FLEMMING von denen der Eier angegeben hat, d. h. sie zerfallen in einen kleineren stark lichtbrechenden und durch Karmin leicht färbbaren und in einen größeren blasseren, schwächer chromatischen Abschnitt, welche beide in der Regel getrennt von einander liegen[1]. Leider hatte ich in den letzten Jahren kein brauchbares Material mehr zur Verfügung, um das Verhalten dieser Doppelnucleolen gegenüber den rothblauen Farbstoffgemischen genügend zu prüfen. Meine diesbezüglichen Schnitte eigneten sich auch nicht mehr für diese Methode, da sie schon jahrelang in Glycerin gelegen hatten. Wohl aber kann ich berechtigte Schlüsse auf die Zusammensetzung der doppeltheiligen Nucleolen der Polychäten aus dem Verhalten der Nucleolen der Oligochäten ziehen. Denn die Ganglienzellen der Oligochäten wie der Polychäten sind genau nach demselben Typus, nämlich wie bei den Wirbelthieren, uninucleolär gebaut. Bei den Oligochäten zeigt nun der Hauptnucleolus die gleiche starke Lichtbrechung und Färbbarkeit, die den kleineren Abschnitt des Doppelnucleolus der Polychäten auszeichnet. Der Hauptnucleolus der Oligochäten erweist sich ferner bei Anwendung von Jodgrünfuchsin wie bei den Wirbelthieren als ausgesprochen erythrophil. Dieselbe Reaktion dürfen wir dann für den kleineren Abschnitt der doppeltheiligen Nucleolen der Polychäten folgern. Demselben fehlt demnach, wie ich LIST gegenüber betonen will, das Nuclein. Dagegen müssen wir von dem größeren Abschnitt der Doppelnucleolen, der nach FLEMMING in seinem Verhalten mit den Nebennucleolen übereinstimmt, annehmen, dass er gleich den letzteren (cf. oben p. 530) Nuclein, wenn auch vielleicht phosphorärmeres enthält. Eine gleiche Auffassung hat schon O. HERTWIG[2] für die doppeltheiligen Nucleolen der Keimbläschen vertreten, indem er den großen blasseren Abschnitt dem Nuclein, den kleineren stärker tingirbaren dem Paranuclein oder Pyrenin entsprechen lässt, unter

[1] Cf. in meiner eben citirten Abhandlung z. B. Fig. 44—47, Taf. IV.

[2] O. HERTWIG, Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. III. Theil. Morphol. Jahrb. 1878. IV. Bd. p. 199.

welch letzteren Ausdrücken er die Substanz der erythrophilen Nucleolen versteht.

Da, wie bemerkt, die Zweitheiligkeit des Hauptnucleolus sich nur bei den größten Ganglienzellen der Polychäten findet, die zweifellos auch wieder gleichzeitig die ältesten sind wie bei den Wirbelthieren und Gastropoden (cf. oben), so dürfen wir annehmen, dass die Doppeltheiligkeit des Hauptnucleolus erst eine spätere Differenzirung ist und der Hauptnucleolus stets ursprünglich uniform ist[1].

Zweitheilige Nucleolen habe ich ferner oben theils bei den Eiern vom Frosch theils bei den Muskelkernen von *Ascaris* beschrieben. Durch die hier mitgetheilten Befunde erfahren aber die doppeltheiligen Nucleolen der Autoren eine ganz neue Beleuchtung. Bei den zweitheiligen Nucleolen des Froscheies unterscheiden wir (cf. oben p. 582 ff. und Figg. 16—19 von Taf. XXXVI) genau wie bei den doppeltheiligen Nucleolen der Autoren resp. den von mir bei den Polychäten beschriebenen einen durch Jodgrünfuchsin rothfärbbaren nucleinfreien und einen zweiten gleich den Nucleinkörpern cyanophilen und nucleinhaltigen Abschnitt, welch' letzterer Anfangs mit dem ersteren in Zusammenhang steht, später aber sich von ihm ablöst und selbständig erscheint. Auch beim Frosch gehen die zweitheiligen Nucleolen aus ursprünglich einheitlich gebauten Nucleolen hervor. Dasselbe gilt von den zweitheiligen Nucleolen der Muskelkerne von *Ascaris* und der Ganglienzellen der Polychäten. Bei den ersteren trennt sich ebenfalls oft von dem uniform angelegten Hauptnucleolus ein Theil ab, der größer, dabei in Osmiumsäure gleichzeitig blasser wird und wahrscheinlich nucleinhaltig ist, da Nucleinkörper in Osmiumsäure stark verblassen.

Die nucleinhaltigen Theile der doppeltheiligen Nucleolen des Froscheies wie der Muskelkerne von *Ascaris* lösen sich nun, wie besonders bei ersterem verfolgt werden konnte (cf. Figg. 16—22 auf Taf. XXXVI), allmählich in Nucleinkörper auf. Es liegt daher der Schluss wohl nahe, dass wir es auch bei den doppeltheiligen Nucleolen der Autoren mit einer Auflösungsfigur des Hauptnucleolus im Sinne CARNOY's zu thun haben, um so mehr, als offenbar auch bei ihnen die Doppeltheiligkeit

---

[1] OBST giebt ebenfalls an, dass die zweitheiligen Nucleolen anfänglich einheitlich gebaut, und zwar durchweg cyanophil sind. Dies stimmt in so fern mit meinen oben mitgetheilten Untersuchungen überein, als wir ja gesehen haben, dass alle erythrophilen Nucleolen ursprünglich cyanophil sind, d. h. aus einem grünen Nucleolenstadium hervorgehen.

erst eine zu bestimmter Zeit eintretende spätere Differenzirung des Hauptnucleolus darstellt.

B. Wanderung der Nucleolen und von den Nucleolen ausgehende Neuzellbildung.

Ich habe schon vor Jahren[1] über eigenartige Vorgänge ausführlich berichtet, die sich bei den multinucleolären Ganglienzellen der Meeresgastropoden abspielen und zu einer von den Nucleolen ausgehenden Neuzellbildung führen. Es treten nämlich in den größten, d. h. ältesten Ganglienzellen, die ganz riesige Dimensionen erlangen, die Nucleolen zuerst aus dem Kern in den Zellleib über und schließlich auch aus letzterem heraus, während sich gleichzeitig ein Theil der Mutterzelle mit abschnürt, so dass dann der Nucleolus zum Kern einer jungen Zelle wird. Ich habe in meiner eben citirten Arbeit diese Verhältnisse durch Zeichnungen erläutert. Heut will ich nur der Vollständigkeit halber meine einschlägigen Beobachtungen noch einmal kurz berühren und meine Angaben durch ein Paar Photographien zu erhärten suchen. Die Photographien Figg. 1—3 auf Taf. XL stellen drei in kurzer Entfernung hinter einander folgende Schnitte durch eine solche Riesenganglienzelle von *Doris* dar und zwar bei schwächerer Vergrößerung. Fig. 1 zeigt uns nur einen großen Nucleolus im Inneren des Kerns, aber sehr viel Nucleolen außerhalb desselben im Zellleib zerstreut in sehr wechselnder Größe und Lage, theilweise ganz peripher. In Fig. 2 ist rechts unten bei *tz* einer dieser extranucleären Nucleolen aus der Ganglienzelle herausgetreten und umhüllt von einem kleinen Zellkörper, der eine Knospe der großen Mutterzelle darstellt und mit letzterer noch theilweise in Verbindung erscheint. In Fig. 3 liegt ebenfalls rechts, aber noch weiter unten, bei *tz* eine zweite solche Knospe, welche aber bereits vollständig von der Mutterzelle losgelöst ist, jedoch wieder einen durch seine typische dunkle Farbe stark hervorstechenden Nucleolus der Mutterzelle als Kern enthält.

Auch in den Ganglienzellen der Wirbelthiere wandert der Hauptnucleolus, resp. Theilstücke von diesem, wenn auch wahrscheinlich nur sehr selten, worüber ich mich ebenfalls schon an anderem Orte[2] eingehend ausgelassen habe. Ich gebe diesmal ein paar Abbildungen

[1] Rohde, Ganglienzellkern und Neuroglia. Ein Kapitel über Vermehrung und Wachsthum von Ganglienzellen. Archiv f. mikr. Anatomie. 1896.

[2] Rohde, a) Über das Wesen der Nucleolen und Centrosomen. Sitzung der zoolog. botan. Sektion der Schles. Ges. für Vaterländ. Kultur zu Breslau am 24. Nov. 1898. — b) Die Ganglienzelle. Diese Zeitschr. 1898.

zweier Spinalganglienzellen des Hundes (Figg. 27, 28, Taf. XXXIII), welche sich kaum anders deuten lassen, als dass Stücke des Hauptnucleolus sich loslösen, um in den Zellleib überzutreten.

Ein Gleiches gilt drittens von den Eizellen von *Cobitis*. Auf der frühesten der drei von mir hier untersuchten Entwicklungsstufen des Eies (cf. oben p. 593), auf welcher die größten, d. h. ältesten Eier sich auf dem in Fig. 10, Taf. XXXVII abgebildeten Stadium befanden, d. h. an eine Dotterbildung noch nicht zu denken war, traf ich nämlich zwischen diesen älteren Eiern (Fig. 10) allenthalben viel kleinere, welche (Figg. 11—13, Taf. XXXVII) in ihrem Zellleib sehr verschieden große Kugeln enthielten, die im Bau und Färbungsvermögen bei Alaunkarmin genau mit den im Inneren des Kerns befindlichen Nucleolen übereinstimmten, bald in der Einzahl, bald in der Mehrzahl auftraten und bisweilen der Kernmembran direkt anlagen, ja einige Male den Eindruck machten, als wenn sie mit einem Theil noch im Kern steckten. Ich betone, dass ich diese nucleolenartigen extranucleären Kugeln nur in dem einen Entwicklungsstadium des Ovariums und stets nur in kleinen Eiern ganz bestimmter Größe, hier aber fast ausnahmslos beobachtet habe, auf anderen Entwicklungsstadien des Eies dagegen nie. Wohl aber traf ich in den älteren Eiern dieser Ovarien sehr oft wurstförmige Gebilde, welche färberisch ebenfalls genau mit den Nucleolen übereinstimmten, bei genauerem Zusehen sich oft deutlich als Konglomerate kleinerer Kugeln erkennen ließen und vielleicht den Dotterkernen der Autoren entsprechen (Fig. 10). Nach meinen Beobachtungen bei den Ganglienzellen zweifle ich nicht, dass wir es auch in diesem Falle mit wandernden Nucleolen zu thun haben, die sich außerhalb des Kerns zu dem Dotterkern zusammenballen.

Ähnliche Beobachtungen liegen auch für Ascidieneier[1], für Blutzellen[2] und Protozoen[3] vor[4].

3. Zusammenfassung.

Bei den Metazoen unterscheiden wir bezüglich der Nucleolen zwei Typen von Kernen: die einen sind multinucleolär, d. h. sie enthalten viele große erythrophile, bei Anwendung rothblauer Farbstoff-

---

[1] FOL, Journal de Micrograph. 1877. — Compt. rend. de l'Acad. d. sc. 1883. — Recueil zool. Suisse. 1884.

[2] BREHMER, Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLV.

[3] SCHAUDINN, l. c.

[4] Cf. auch meine Abhandlung: »Die Ganglienzelle«. l. c.

gemische roth färbbare Nucleolen, die anderen sind uninucleolär, d. h. durch einen einzigen großen dominirend auftretenden erythrophilen Nucleolus ausgezeichnet.

Dieser Gegensatz zwischen den Kernen findet sich bei den verschiedensten Arten von Zellen, sowohl Gewebs- als Geschlechtszellen.

Unter den Eiern enthalten diejenigen der niederen Wirbelthiere, d. h. der Knochenfische und Amphibien, multinucleoläre Kerne.

In den **Kernen der Amphibieneier** stehen die Nucleolen im engsten genetischen Zusammenhang mit den Nucleinkörpern, in so fern sie wiederholt, d. h. in den verschiedensten Stadien der Eientwicklung in Nucleinkörper sich auflösen und aus diesen wieder neu entstehen. Die Auflösung der Nucleolen erfolgt in der Mehrzahl der Fälle durch fortgesetzte Theilung, resp. Knospung und Sprossung.

Der reife, d. h. vor dem Zerfall stehende Nucleolus ist stets stark färbbar (durch DELAFIELD'sches Hämatoxylin intensiv schwarz, Taf. XXXV, durch Jodgrünfuchsin knallroth, Taf. XXXVI) und lässt oft in seinem Inneren eine stärker gefärbte gerüstartig gebaute und eine hellere Zwischensubstanz von häufig vacuolenartigem Habitus unterscheiden, Strukturen, die im ruhenden, d. h. noch nicht in Theilung begriffenen Nucleolus sehr verschwommen erscheinen und erst bei gewissen Theilungen deutlicher hervortreten.

Die ersten Theilungen des reifen Nucleolus vollziehen sich (cf. Taf. XXXV) meist genau in der Form der direkten Kerntheilung, d. h. der Nucleolus schnürt sich zuerst semmelartig in der Mitte ein und zerbricht in zwei Stücke, die aus einander weichen, bisweilen aber noch längere Zeit durch einen ganz dünnen Faden in Verbindung bleiben, wie dies bei der direkten Kerntheilung auch öfter vorkommt.

Nicht selten theilen sich die Tochterstücke, ehe sie sich noch vom Mutternucleolus losgelöst haben, abermals, die Enkelstücke unter gleichen Verhältnissen wiederum etc. Erfolgt in diesem Falle die Theilung stets in derselben Richtung, so entstehen dadurch perlschnurartige Bildungen, deren einzelne Glieder dann später wiederum senkrecht zur Längsachse der Perlschnur Seitenstücke, resp. sekundäre Perlschnursprossen bilden können.

Öfter ist das bei der Theilung aus dem Mutternucleolus hervorgehende Tochterstück bedeutend kleiner als ersterer. Es erscheint dann als Knospe.

Häufig treibt der Mutternucleolus gleichzeitig an verschiedenen Stellen seiner Oberfläche Knospen, welche ihm entweder direkt ansitzen oder mit ihm wieder durch einen dünnen bald längeren bald

kürzeren Faden in Zusammenhang stehen, d. h. gestielt sind und gleichfalls wieder bald viel- bald wenig-gliedrige Perlschnursprossen erzeugen können (Taf. XXXV).

Häufig entstehen bei der Theilung zwischen den beiden Tochterstücken breite Verbindungsstücke, in denen das dunkelgefärbte verschwommene Gerüstwerk der Tochterstücke deutlich eine fädig-netzige Struktur und gleichzeitig die Zwischensubstanz ein helleres Aussehen annimmt.

Dadurch gewinnen die Theilungsfiguren der Nucleolen oft eine gewisse äußere Ähnlichkeit mit bestimmten Bildern der Karyokinese (cf. Taf. XXXVII, Figg. 1, 2).

Bilden die Tochterstücke, ehe sie sich von einander lösen, Enkelstücke etc., so entstehen in diesem Falle Ketten, in denen dunklere undeutlich strukturirte, knotenartig verdickte Stücke (das sind die Tochterstücke, Enkelstücke etc.), mit helleren deutlich fädigen Stücken (das sind die Verbindungsstücke) abwechseln (Taf. XXXVII, Fig. 1).

Bei vielen dieser Ketten kann man die Beobachtung machen, dass die Theilstücke, je jünger, resp. was in der Regel zusammentrifft, je kleiner sie sind, ebenfalls immer deutlicher fädig und dabei gleichzeitig sammt ihrem Verbindungsstücke stetig heller und in ihrer Färbung den Nucleinkörpern immer ähnlicher werden (Taf. XXXVII, Fig. 1).

Die gröberen Theilstücke, resp. Knospen, welche aus den reifen Nucleolen in der eben beschriebenen, theils einfachen, der direkten Kerntheilung gleichenden, theils komplicirteren, an die Karyokinese äußerlich erinnernden Weise entstanden sind, lösen sich nun auf sehr verschiedene Art in die Nucleinkörper auf.

Oft zerfallen dieselben, ohne dass sie sich von einander, resp. dem Mutternucleolus lösen, durch fortgesetzte Theilungen in kleinste Stücke von der Größe, Form und Struktur der Nucleinkörper, so dass an Stelle des ursprünglichen großen Mutternucleolus ein Haufen kleiner Nucleinkörper zu liegen kommt (Taf. XXXV, Figg. 2—4).

Meist erfolgt der Zerfall durch Bildung von Knospen, welche allenthalben an der Oberfläche der gröberen Theilstücke entstehen, wieder entweder sitzend oder gestielt sind und oft durch weitere Sprossung kleingliederige Ketten bilden, die erst später in ihre einzelnen Glieder, d. h. die Nucleinkörper sich auflösen (cf. Taf. XXXV).

Besonders bemerkenswerth ist, dass die gröberen Theilstücke, welche in der eben beschriebenen Art zerfallen, in der Regel dem Mutternucleolus gegenüber durch helleres Aussehen charakterisirt sind, nur in der Randzone bleiben sie ebenfalls dunkler gefärbt. Auch die

aus ihnen hervorgehenden kleineren Theilstücke bis zu den kleinsten von der Größe der Nucleinkörper behalten sämmtlich diese Differenzirung und stimmen dadurch genau mit den Nucleinkörpern überein, welche meist deutlich ein helles Centrum und dunkleren Rand erkennen lassen (cf. Taf. XXXV).

In anderen Fällen rücken die gröberen (d. h. die ersten) Theilstücke vom Mutternucleolus weit fort, so dass ihr Entstehungsort oft nicht mehr nachweisbar ist.

Dann modificirt sich nicht selten ihre Auflösung in komplicirterer Weise (cf. Taf. XXXV, Figg. 5—12):

So koncentrirt sich oft die Nucleolarsubstanz der Hauptmasse nach äquatorial und bildet einen Ring, dessen Inneres häufig wie leer erscheint. Dieser Ring zergliedert sich in kleinere Stücke von der Stärke und Struktur der Nucleinkörper und erscheint als Perlring (Fig. 12).

Meist platzt der Ring an einer Stelle und nimmt oft die Gestalt eines Hufeisens an, an dessen freien Enden sich die Theilstücke ablösen, um zu Nucleinkörpern zu werden (Fig. 12).

Bisweilen setzen sich aber die Schenkel des Hufeisens in eine wieder durch Sprossung entstandene Perlschnur fort, welche sich erst später in ihre einzelnen Glieder zerlegt (Fig. 12).

Wieder in anderen Fällen verdickt sich der Ring an zwei benachbarten Stellen zu stärkeren Kugeln, welche an ihrer Berührungsstelle sich von einander lösen. So entsteht eine stark gebogene Hantel, welche sich später oft streckt und schließlich in der Mitte zerbricht. Die beiden Theilstücke zerfallen dann weiter in einer der eben angegebenen Weise in kleine Nucleinkörper (Fig. 12).

In manchen Fällen, und zwar wieder auf den verschiedensten Entwicklungsstufen des Eies, erfolgt die Auflösung der Nucleolen aber in wesentlich anderer Weise, in so fern ein Theil des reifen Nucleolus, und zwar meist der größere, feinkörnig zerfällt und gleichzeitig die Färbbarkeit der Nucleinkörper annimmt, d. h. nach Jodgrünfuchsinbehandlung hellviolett wird, während der andere, kleinere Theil des reifen Nucleolus unverändert bleibt, d. h. durch Jodgrünfuchsin sich knallroth färbt und mehr oder weniger homogen gebaut erscheint (cf. Taf. XXXVI, Figg. 16—19)).

Der körnig violette Abschnitt dieser doppeltheilig gewordenen Nucleolen löst sich ab und zerfällt durch fortgesetzte Theilung schließlich in kleine Nucleinkörper (Fig. 16).

Sehr oft erstreckt sich die Theilung der doppeltheiligen Nucleolen aber nicht nur auf die körnig violette, sondern gleichzeitig auch auf

die dunkelrothe Partie, so dass die Theilstücke in gleichem Sinne doppeltheilig werden, wie der Mutternucleolus es war. Die Doppeltheiligkeit erhält sich oft bis zu den kleinsten Theilstücken (Fig. 19).

In wieder anderen Fällen entstehen doppeltheilige Nucleolen in gleichem Sinne, wie ich es eben beschrieben habe, aber mit dem Unterschiede, dass der hellviolette Abschnitt in grobe mehr oder weniger kugelige meist hinter einander gereihte Stücke zerfällt, so dass dann aus dem Mutternucleolus wieder Perlschnüre hervorgehen, deren dicke Glieder sich später von einander lösen und wahrscheinlich in Nucleinkörper zerfallen (Taf. XXXVI, Fig. 20 bei *a*, *b*, *c*, *d*).

Die eben mitgetheilten Befunde sind im Wesentlichen eine Bestätigung der Resultate, zu denen Carnoy durch äußerst sorgfältige Untersuchung über die Eireife gelangt ist. Carnoy war es, der zuerst die wichtige Thatsache feststellte, dass bei den Amphibien die Nucleolen in den verschiedenen Entwicklungsstadien des Eies in Nucleinkörper sich auflösen und aus ihnen wieder hervorgehen. Die Nucleolen stellen nach Carnoy den höchsten Grad der Nucleinorganisation dar. Im Speciellen stehe ich aber nach verschiedenen Richtungen, so zunächst in dem wichtigen Punkte im Gegensatz zu Carnoy, als nach meinen Studien beim Frosch die Auflösung der Nucleolen sich in der Mehrzahl der Fälle als Theilungs- resp. Knospungs- und Sprossungsprocess darstellt, während nach Carnoy Theilung resp. Knospung etc. nur eine ganz untergeordnete Rolle spielen und lediglich Ausnahmefälle sind. Nach ihm vollzieht sich die Auflösung in der Weise, dass im Inneren der Nucleolen Auflösungsfiguren, d. h. Perlschnüre, Flaschenbürsten, Fäden etc. entstehen, die durch Platzen der Nucleolenmembran frei werden, d. h. in den Kernraum lancirt werden, um hier im Nucleinkörper zu zerfallen. Beim Frosch habe ich im Nucleolus eingeschlossene Perlschnüre, Flaschenbürsten, Fäden von der Art, wie sie Carnoy abbildet, nie beobachtet, wohl aber haben wir in den doppeltheiligen Nucleolen eine dem Magma Carnoy's verwandte Auflösungsform kennen gelernt, in so fern hier der größte Theil des Nucleolus feinkörnig zerfällt. Auch Carnoy lässt seine Perlschnüre, Flaschenbürsten etc. später sich stets in Körnchen, d. h. in Nucleinkörper auflösen. Die doppeltheiligen Nucleolen unterscheiden sich, abgesehen davon, dass nur ein Theil des Mutternucleolus hier sich auflöst, also lediglich dadurch, dass in ihnen in der Mehrzahl der Fälle keine komplicirten Figuren entstehen; bisweilen kommt es aber auch hier zu perlschnurartigen Bildungen, wenn auch etwas anderer Art als Carnoy sie zeichnet.

Carnoy selbst betont die weitgehenden Unterschiede, welche zwischen den Auflösungsfiguren nicht nur bei den verschiedensten Arten der Amphibien, sondern bei demselben Individuum derselben Art, ja selbst in der gleichen Entwicklungsperiode des Eies bestehen. Kein Wunder ist es daher, wenn wir beim Frosch, den Carnoy nicht untersucht hat, eine ganze Anzahl neuer, d. h. von Carnoy nicht beschriebener Auflösungsformen kennen lernen.

Hervorheben möchte ich aber, dass viele der von Carnoy beobachteten und gezeichneten frei, d. h. außerhalb des Nucleolus liegenden, aber noch im Zusammenhang mit diesem befindlichen Flaschenbürsten etc., besonders aber diejenigen, welche von gestielten Knospen des Mutternucleolus ausgehen, sehr wohl als äußere Sprossungsprodukte in dem von mir oben vertretenen Sinne gedeutet werden können und nicht nothwendig die Auslegung zu erfahren brauchen, die Carnoy ihnen giebt, d. h. nicht immer als Gebilde angesehen werden müssen, die im Inneren des Nucleolus entstanden und erst sekundär herausgeschleudert worden sind. Carnoy giebt selbst an, dass gestielte Knospen Kugelsprossen treiben können. Denkt man sich, dass in diesen Perlschnüren die einzelnen Glieder senkrecht zur Längsachse der Perlschnur Seitenknospen treiben, wie ich sie oft beobachtet habe, und die letzteren sekundär perlschnurartige Sprossen erzeugen, so hat man die Flaschenbürsten etc. Carnoy's (cf. Fig. 12 *I f*, *g*, *h*, Taf. XXXV).

Was die Neubildung der Nucleolen anlangt, so unterscheidet Carnoy drei verschiedene Arten derselben. In der Mehrzahl der Fälle sollen nach ihm die Nucleolen der neuen Generation aus den Auflösungskügelchen der Nucleolen der vorhergegangenen Generation, d. h. den Nucleinkörpern, in der Weise entstehen, dass eine größere Anzahl der letzteren zusammentritt und so einen jungen Nucleolus aus sich hervorgehen lässt. Ich habe diesen Modus nicht direkt beobachtet, wohl aber machen ihn mehrere meiner Befunde sehr wahrscheinlich. So spricht dafür vor Allem die Thatsache, dass der junge Nucleolus an seiner Oberfläche oft dicht besetzt ist mit kleinen Nucleinkörpern, die sich zweifelsohne mit ihm vereinigen.

In anderen Fällen lässt Carnoy die Nucleolen aus je einem Auflösungskügelchen, d. h. einem mikrosomaartigen Nucleinkörper entstehen, indem dieses selbständig zu einem jungen Nucleolus heranwächst. Auf Schnitten lässt sich dieses natürlich nicht direkt verfolgen, doch hat diese Auffassung viel für sich. Denn nicht nur bei den multinucleolären Eiern der Amphibien und Fische, sondern auch bei den verschiedensten Gewebszellen kann man konstatiren,

dass von den kleinsten Nucleinkörpern bis zu den Nucleolen sich alle Übergänge finden. Ehe ich mit der Carnoy'schen Arbeit bekannt geworden war, hielt ich diese Entstehungsart der Nucleolen für eine sehr verbreitete.

Drittens giebt Carnoy an, dass bisweilen, aber ausnahmsweise, die Knospen eines Mutternucleolus unmittelbar zu einem neuen Nucleolus werden können. Diese Entstehungsweise scheint mir nach meinen Untersuchungen beim Frosch ungleich häufiger zu sein als Carnoy annimmt, d. h. mit anderen Worten, ich glaube, dass in sehr vielen Fällen nur ein Theil des Nucleolus in Nucleinkörper sich auflöst, der andere Theil aber erhalten bleibt und vielleicht zu einem neuen Nucleolus heranwächst, um erst in einer späteren Nucleolengeneration zu zerfallen. Ja in manchen Fällen treten die Knospen quantitativ so stark zurück gegenüber dem Mutternucleolus, dass die Annahme nahe liegt, dass der letztere zu gewissen Perioden nur zum kleineren Theil sich auflöst (Figg. 11—15, Taf. XXXVI).

Die Nucleolen färben sich durch Jodgrünfuchsin knallroth, die Nucleinkörper dagegen hellviolett (cf. Taf. XXXVI). Bei der Auflösung der Nucleolen in Nucleinkörper muss also eine wesentliche stoffliche Veränderung des Nucleolus erfolgen, was Carnoy ganz unberücksichtigt gelassen hat.

Die sich von dem intensiv rothen Mutternucleolus ablösenden zur Auflösung bestimmten Theilstücke resp. Knospen sind Anfangs meist noch schwach roth, werden aber bald hellviolett, ähnlich den Nucleinkörpern. Dass dies nicht etwa lediglich durch eine mangelnde Differenzirung der Präparate hervorgerufen wird, mit anderen Worten, dass es sich bei der Violettfärbung der Theilstücke nicht nur um ein durch ihre geringere Größe bedingtes schnelleres Verblassen des Farbstoffes gegenüber den großen Mutternucleolen handelt, das wird zur Evidenz widerlegt durch das Auftreten von Theilstücken, welche gleich intensiv roth bleiben wie der Mutternucleolus, obwohl sie oft viel kleiner als die violetten Theilstücke sind. Das sind die eben erwähnten Theilstücke, welche nicht zerfallen, sondern erhalten bleiben und wahrscheinlich, entsprechend dem dritten Entstehungsmodus der Nucleolen nach Carnoy, zum großen Theil zu neuen Nucleolen heranwachsen. Nach Carnoy sind es besonders kleine gestielte Knospen, die sich ablösen, um direkt in die neue Nucleolengeneration überzugehen. Diese gestielten Carnoy'schen Knospen habe ich besonders in bestimmten Entwicklungsperioden genau in der von Carnoy beschriebenen und abgebildeten typischen Form sehr zahlreich getroffen

(cf. Taf. XXXVI, Fig. 22 *e*). Sie sitzen meist je zu mehreren an den Mutternucleolen, so dass diese dann, wie CARNOY ganz richtig vergleicht, wie Basiden mit Sporen aussehen.

Diese gestielten Knospen haben stets, obwohl sie meist sehr klein sind, dieselbe intensiv rothe Färbung wie die Mutternucleolen.

Gleich dunkelrothe Theilstücke resp. Knospen trifft man aber in fast allen Entwicklungsstadien, meist aber ungestielt und in sehr wechselnder Größe. Es liegt nahe sie in gleichem Sinne zu deuten, wie die CARNOY'schen typisch gestielten. Besonders gilt dies von den doppeltheiligen Nucleolen. Diese stellen, wie wir wissen, eine eigenartige, von CARNOY nicht beobachtete Auflösungsform der Nucleolen dar und bestehen aus einem meist größeren, deutlich körnigen und gleich den Nucleinkörpern hellvioletten Abschnitt, der sich später in Nucleinkörper auflöst, und aus einem kleineren Theil, der gleich dem Mutternucleolus intensiv roth und mehr oder weniger homogen aussieht, sich scharf von der violettkörnigen Partie abhebt und dieser gegenüber wie ein selbständiges Gebilde erscheint, ähnlich wie in der Zelle der Kern dem Zellleib gegenüber, zumal er auch bei den Theilungen stets vorangeht (cf. Taf. XXXVI, Figg. 16—19).

Wahrscheinlich haben wir auch in diesen rothen Partien der doppeltheiligen Nucleolen einen Theil des Mutternucleolus vor uns, der unverändert in die neue Nucleolengeneration übergeht, um vielleicht erst hier zu zerfallen, möglicherweise, nachdem er vorher zu einem großen Nucleolus herangewachsen ist[1].

[1] Eine ähnliche Doppeltheiligkeit der Nucleolen haben wir bei dem Theilungsmodus kennen gelernt, den ich oben mit der Karyokinese verglichen habe. Hier lösen sich die Nucleolen theilweise, zuerst im Verbindungsstück, in ein deutliches Faden- resp. Netzwerk auf, das ebenfalls später gleich violett wie die Nucleinkörper wird. Über die Bedeutung dieser Strukturen bin ich nicht ganz ins Klare gekommen. Eine fädige Auflösung der Mutternucleolen entsprechend der Auffassung CARNOY's liegt nicht vor, wenigstens nicht in dem Sinne, dass die einzelnen Fäden frei werden, sondern die fädige Umwandlung der Nucleolen steht im engsten Zusammenhang mit einem Theilungsakt derselben, dessen Komplicirtheit wahrscheinlich bedingt ist durch die so wesentlich verschiedene Zusammensetzung von Nucleolus und Nucleinkörper. Ich betonte oben, dass in den Ketten, die hier oft entstehen, die Theilstücke sammt ihrem Verbindungsstücke, je kleiner, d. h. je jünger sie sind, desto heller violett, d. h. den Nucleinkörpern in der Färbung immer ähnlicher und gleichzeitig stetig deutlicher fädig werden. Es vollzieht sich also in den nach einander entstehenden Theilstücken eines Mutternucleolus eine allmähliche Veränderung des Nucleolus, sowohl was seine stoffliche Zusammensetzung als seine Struktur betrifft. Wahrscheinlich zerfallen die jüngsten fädig-netzig gewordenen Theilstücke später feinkörnig, ähnlich, wie wir dies bei den doppeltheiligen Nucleolen kennen

Wenn ich oben die Nucleolen der multinucleolären Eier als erythrophil bezeichnete, so gilt dies nicht für alle Generationen derselben. Die in den allerjüngsten Eistadien auftretenden Nucleolen sind cyanophil und färben sich bei Anwendung von Jodgrünfuchsin gleich intensiv grün wie die Nucleinkörper dieser Entwicklungsperiode, d. h. sie enthalten also sehr viel phosphorreiches Nuclein.

Diese cyanophilen Nucleolen, die meist nur klein sind, entsprechen zweifelsohne den primären Nucleolen Carnoy's, die aus dem Kernfaden entstehen, von dem wir aus dem zweiten Kapitel wissen, dass er in der Regel gleich phosphorreiches Nuclein enthält. Carnoy ist dieser große Unterschied zwischen den primären Nucleolen und allen späteren Nucleolengenerationen vollständig entgangen. Lösen diese primären Nucleolen sich ebenfalls in Nucleinkörper auf, so brauchen sie keine stoffliche Veränderung durchzumachen wie die Nucleolen der späteren Generationen. Wahrscheinlich zerfallen die primären Nucleolen aber nicht, sondern gehen direkt in die sekundären über, ähnlich wie bei den Gewebszellen (Taf. XXXVI, Figg. 1—7).

Ähnliche Verhältnisse, wie wir sie bei den multinucleolären Eikernen eben kennen gelernt haben, kehren noch bei verschiedenen anderen Zellkernen wieder, allerdings mit gewissen Modifikationen, bedingt durch die sehr verschiedenartigen Nucleolen und Nucleinkörper, die hier auftreten. Auch liegen die Dinge nirgends so klar zu Tage, wie bei den Amphibieneiern.

So begegnen wir schon bei den **uninucleolären Eiern** der Säugethiere Komplikationen, die die Beobachtung sehr erschweren (cf. Taf. XXXVIII, Figg. 1—12).

Hier kommt nur ein einziger großer, durch Jodgrünfuchsin rothfärbbarer Nucleolus vor, entsprechend dem Hauptnucleolus

---

gelernt haben. Nicht ausgeschlossen ist, dass dieser Theilungsmodus eines Mutternucleolus bisweilen zu den doppeltheiligen Nucleolen hinüberleitet in der Weise, dass das Verbindungsstück, in manchen Fällen sammt seinem gleichfalls fädig und violett gewordenen Tochterstück, zu einem großen körnigen Abschnitt sich umwandelt, während das andere Tochterstück als dunkelrother Theil unverändert erhalten bleibt. Als Beweis dafür, dass es sich bei diesen Figuren in der That zunächst um einen Theilungsmodus und nicht bloß um eine endogene Entstehung von Fäden im Mutternucleolus handelt, die durch Platzen desselben frei werden im Sinne Carnoy's, führe ich die Thatsache an, dass in anderen Fällen, in denen es ebenfalls bei der Theilung zu ähnlichen Ketten kommt, das breite Verbindungsstück zwischen den Tochterstücken nur heller als diese, aber fast ohne jede Struktur erscheint.

Flemming's. Neben diesem finden sich aber noch eine sehr große Anzahl kleinerer Nucleolen, welche sich gleich den Nucleinkörpern violett tingiren und im Gegensatz zu dem Hauptnucleolus, der nucleinfrei oder jedenfalls sehr nucleinarm ist, stärker nucleinhaltig sind. Das sind die Nebennucleolen Flemming's.

Diese Nebennucleolen zeigen nun, was die Zahl, Größe und Lagerung betrifft, in den verschiedenen Kernen die denkbar größte Mannigfaltigkeit. Dasselbe gilt von der Menge und Anordnung der Nucleinkörper (Figg. 3—12).

Schon hieraus ergiebt sich, dass bei der Eireife auch in den uninucleolären Kernen sehr bedeutende Veränderungen vor sich gehen.

Da nun andererseits die Anordnung der Nucleinkörper oft an die Auflösungsfiguren der Nucleolen der multinucleolären Eier, so an die Perlschnüre, Flaschenbürsten und das Magma Carnoy's erinnert, ferner die Nebennucleolen in ihrer Struktur und ihrem Lageverhältnisse zu den Nucleinkörpern theils mit den sich in Nucleinkörpern auflösenden, theils mit den aus den Nucleinkörpern sich neu bildenden Nucleolen der multinucleolären Eier große Übereinstimmung aufweisen (cf. Figg. 3—12), so ist es höchstwahrscheinlich, dass bei den uninucleolären Eiern Nucleinkörper und Nebennucleolen genetisch in gleich engen Wechselbeziehungen stehen wie bei den multinucleolären Eiern Nucleinkörper und Nucleolen allgemein, wenn auch im Einzelnen die Auflösung eben so wenig wie die Neubildung mit Sicherheit beobachtet werden konnte, da nicht nur die Nucleinkörper sehr dicht und die Nebennucleolen in ihnen sehr versteckt liegen, sondern die Nebennucleolen auch im Vergleich zu den Nucleolen der multinucleolären Eier sehr klein sind.

Anders liegen die Verhältnisse beim Hauptnucleolus. Ich habe keinen einzigen sichern Anhaltepunkt entdecken können, welcher für eine Beziehung desselben zu den Nucleinkörpern im Sinne Carnoy's spräche. Bei der Größe des Hauptnucleolus und bei der Schärfe, mit welcher er im Kerne stets hervorsticht, würden Theilungs-, Knospungs- oder Auflösungserscheinungen, wie wir sie bei den Amphibien kennen gelernt haben, nicht zu übersehen sein. Niemals habe ich etwas Derartiges beobachtet (cf. Figg. 1—12). Träte wirklich eine totale Auflösung des Hauptnucleolus ein, so müsste man ferner doch einmal einen Kern ohne Hauptnucleolus oder neben dem Hauptnucleolus einen zweiten gleich gefärbten treffen, der eventuell Ersatz leistete. Ausnahmslos enthalten die Kerne aber ihren Hauptnucleolus und stets nur diesen einen rothen Nucleolus.

Eine Auflösung des Hauptnucleolus ist also sehr unwahrscheinlich oder, wenn wirklich vorhanden, jedenfalls nur sehr selten, so dass sie nicht die Bedeutung haben kann, wie bei den multinucleolären Eiern.

Der Hauptnucleolus ist also offenbar ein von den Nebennucleolen sehr verschiedenes Kernelement.

Wahrscheinlich stellt er, wie wir gleich sehen werden, ein in erster Linie sekretorisch thätiges Organ dar. Denn in allen Entwicklungsstadien des Eies ist er stets erfüllt von Vacuolen sehr verschiedener Zahl und Größe. Carnoy betont für die multinucleolären Eier, dass bei der Auflösung der Nucleolen ein Sekret frei wird, das wahrscheinlich für die Entstehung des Dotters von Bedeutung ist. Häcker fasst die Vacuolenflüssigkeit als ein solches Sekret auf und konnte am lebenden Objekt speciell beim Hauptnucleolus des Echinodermeneies konstatiren, dass die Vacuolen desselben gleich den kontraktilen Blasen der Protozoen periodisch entstehen und sich entleeren. Auch bei den multinucleolären Eiern von *Cobitis* treten in manchen Nucleolen Vacuolen in großer Menge und wechselnder Größe auf, welche in ihrem ganzen Verhalten oft eine ganz auffallende Übereinstimmung mit den von Häcker beschriebenen Vacuolenbildungen zeigen und den Schluss nahelegen, dass sich in den Vacuolen des *Cobitis*-Eies bisweilen ganz ähnliche Vorgänge abspielen, wie im Hauptnucleolus des Echinodermeneies. In bestimmten in der Dotterbildung begriffenen Eiern von *Cobitis* weisen ferner die Vacuolen der Nucleolen Verhältnisse auf, die stark für einen Zusammenhang der Vacuolenbildung mit den im Zellleib sich abspielenden Lebensvorgängen, besonders mit der Dotterbildung, sprechen: die Kerne dieser Eier sind an ihrer Peripherie rings von großen Nucleolen erfüllt; in diesen finden sich aber Vacuolen, und zwar in sehr ausgebildetem Maße, nur an derjenigen Seite des Kerns, an der sich außen im Zellleib noch viel dotterloses Protoplasma erhalten hat, das offenbar in der Erzeugung von Dotterkugeln noch fortfährt; die Vacuolen fehlen dagegen beinahe gänzlich in den Nucleolen der entgegengesetzten Kernseite, welcher die Dotterkugeln schon direkt anliegen, wo sich im Zellleib nur noch spärliche Reste von Protoplasma zwischen dem Zellleib erhalten haben und die Dotterbildung wahrscheinlich schon beinahe beendet ist. Mit Rücksicht auf die oben mitgetheilten Befunde dürfen wir wohl aus dem ständigen Auftreten von Vacuolen in dem Hauptnucleolus der uninucleolären Eier schließen, dass derselbe ein specifisches Sekretionsorgan geworden ist.

Bei den multinucleolären Eiern sind die Nucleolen sämmtlich nucleinhaltig, bei den uninucleolären Eiern hat der Hauptnucleolus, der ursprünglich ebenfalls stark nucleinhaltig ist, sein Nuclein und damit seine Beziehungen zu den Nucleinkörpern fast gänzlich verloren, während gleichzeitig die bei den Nucleolen der multinucleolären Eier in der Regel nur schwächer entwickelte sekretorische Thätigkeit in ihm zu starker Ausbildung gelangt.

Genau in derselben Weise wie die uninucleolären Eikerne sind auch die **uninucleolären Ganglienzellkerne** der Wirbelthiere gebaut, nur treten hier öfter neben den Mikrosomen und Nebennucleolen, die hier in gleich engen genetischen Beziehungen wie bei den uninucleolären Eiern stehen, größere makrosomenartige Nucleinkörper auf (cf. Taf. XXXIII, Figg. 3—14).

Diese Makrosomen erscheinen oft feingekörnt, sind also offenbar nur Konglomerate von Mikrosomen. Da andererseits die Makrosomen gleich große Mannigfaltigkeit in der Größe, Zahl und Lage bei den verschiedenen Kernen wie die Nebennucleolen zeigen, ferner zwischen Makrosomen und Nebennucleolen alle Übergänge vorkommen, so sind zweifelsohne die Makrosomen bei den Wechselbeziehungen zwischen Mikrosomen und Nebennucleolen betheiligt, d. h. sie stellen wahrscheinlich die Anfangsstadien der neu sich bildenden Nebennucleolen dar.

Dieser Befund ist aus dem Grunde von großer Bedeutung, weil er stark für die von Carnoy bezüglich der multinucleolären Eier vertretene Auffassung spricht, dass die Nucleolen durch Zusammenballen von Auflösungskügelchen, d. h. mikrosomenartig kleinen Nucleinkörpern sich bilden, eine Entstehungsweise, welche ich aber, wie oben betont, bei den multinucleolären Eiern nicht direkt beobachten konnte.

Wie bei den uninucleolären Eiern kommen auch bei den uninucleolären Ganglienzellen im Hauptnucleolus vacuolenartige Bildungen vor. Diese enthalten aber meist körnige Einschlüsse, welche theils feiner theils nucleololusartig grob sind (cf. Taf. XXXIII, Fig. 30 und Taf. XXXIV, Figg. 5—9). Hierdurch entstehen oft Strukturen, die an die Auflösungsfiguren bei den multinucleolären Eiern erinnern. Da ich aber auch bei den uninucleolären Ganglienzellen eben so wenig wie bei den uninucleolären Eiern je eine Abschnürung von Theilen des Hauptnucleolus, überhaupt nie eine Theilung desselben beobachtet habe, abgesehen von einigen wenigen kleinen, aber noch fraglichen

knospenartigen Bildungen, da ferner bei den Hauptnucleolen der, wie betont, im Übrigen vollständig gleichgebauten uninucleolären Eikerne nur Vacuolen auftreten und von diesen bis zu den komplicirteren durch Nucleololen charakterisirten Strukturen des Hauptnucleolus der uninucleolären Ganglienzellkerne sich alle Übergänge verfolgen lassen, so haben wir es wahrscheinlich auch in den letzteren nicht mit Auflösungserscheinungen der Nucleolen im Carnoy'schen Sinne zu thun, sondern mit Bauverhältnissen, die in Zusammenhang mit der sekretorischen Thätigkeit der Hauptnucleolen zu bringen sind. Diese Annahme findet eine starke Stütze in den Strukturen der oben schon erwähnten stark vacuolenhaltigen Nucleolen gewisser in Dotterbildung begriffener Eier von *Cobitis.* Bei diesen treten ebenfalls sehr häufig in den Vacuolen Einschlüsse auf, welche meist nucleololusartig grob sind. Für die multinucleolären Eier von *Cobitis* lässt sich aber über allen Zweifel deutlich nachweisen, dass die »Nucleololen« eine ganz andere Färbbarkeit besitzen als die Nucleinkörper und demnach nicht als endogen im Nucleolus entstandene und später frei werdende Nucleinkörper im Sinne Carnoy's aufgefasst werden dürfen, sondern etwas von diesen ganz Verschiedenes, möglicherweise feste Sekrete darstellen, die später ausgestoßen werden.

Die **multinucleolären Ganglienzellen**, die ich bei den Gastropoden getroffen habe, zeigen selbst bezüglich der Nucleolen nur wenig Gemeinsames mit den multinucleolären Eiern, weichen aber besonders in den Nucleinkörpern sehr bedeutend von diesen ab (cf. Taf. XXXII und XXXIII, Figg. 1, 2).

So behalten zunächst in den multinucleolären Ganglienzellen die Nucleinkörper dauernd den Phosphorreichthum, der bei den bisher besprochenen Kernarten (multi- und uninucleolären Eiern, uninucleolären Ganglienzellen) nur die allerfrühesten Entwicklungsstadien auszeichnet, d. h. auch in der erwachsenen multinucleolären Ganglienzelle färben sich die Nucleinkörper durch Jodgrünfuchsin ausgesprochen grün.

Während ferner bei den Eiern und uninucleolären Ganglienzellen die Makrosomen unter den Nucleinkörpern entweder ganz fehlten oder gegenüber den Mikrosomen stark zurücktraten, überwiegen sie meist in den multinucleolären Ganglienzellen in bedeutendem Maße.

Was die Nucleolen selbst betrifft, so variiren sie in den einzelnen Kernen sehr bedeutend im Durchmesser, und zwar in dem Sinne, dass die kleinsten die jüngsten, die größten die ältesten sind.

Nebennucleolen von der Art, wie sie bei den uninucleolären Ganglienzellkernen und Eikernen vorkommen, fehlen hier.

Zwar kommen ebenfalls zwei Arten von Nucleolen vor, nämlich grüne und rothe, die ersteren stellen aber im Gegensatz zu den Nebennucleolen der uninucleolären Ganglienzellen stets nur die Jugendzustände der rothen dar. Bei den Eiern und uninucleolären Ganglienzellen gehen die rothen Nucleolen ebenfalls von einem grünen Nucleolenstadium aus. Dieses findet sich aber hier nur in den ersten Entwicklungsstufen der Zelle, wenn die Mikrosomen resp. Makrosomen gleichfalls noch grün sind (cf. das zweite und dritte Kapitel). Bei den multinucleolären Ganglienzellen treten dagegen im Zusammenhang mit der hier dauernd erhalten bleibenden Grünfärbung der Mikrosomen und Makrosomen auch während des weiteren Wachsthums der Zelle solche grüne Nucleolen auf. Selbst die schon vollständig ausgebildete Zelle enthält sie noch. Stets sind es aber nur die kleinsten Nucleolen, die grün gefärbt erscheinen. Je größer die Nucleolen werden, desto deutlicher zeigen sie die Rothfärbung.

Es findet also bei den multinucleolären Ganglienzellen in der heranwachsenden Zelle eine stetige von den grünen Nucleolen ausgehende Neubildung von rothen Nucleolen statt. Je größer die Zelle ist, desto mehr rothe Nucleolen weist ihr Kern im Allgemeinen auf. Die kleinsten Ganglienzellen enthalten entweder nur einen einzigen rothen neben mehreren grünen, oder nur grüne Nucleolen.

Die grünen Nucleolen gehen wahrscheinlich wieder aus den Makrosomen hervor, wenigstens finden sich zwischen beiden alle Verbindungsformen. Die Makrosomen stellen sich hier noch deutlicher als bei den uninucleolären Ganglienzellen als Konglomerate von Mikrosomen dar, besonders bei den Meeresgastropoden.

Wie ich es oben schon für die uninucleolären Ganglienzellen betont habe, würde dann also auch bei den multinucleolären Ganglienzellen die Neubildung der Nucleolen in derselben Weise erfolgen, wie sie Carnoy als Regel bei den multinucleolären Eiern annimmt, nämlich durch Zusammentritt einer Anzahl von Mikrosomen.

Was die Auflösung der Nucleolen betrifft, so ist sie bei den multinucleolären Ganglienzellen ungleich beschränkter wie bei den multinucleolären Eiern. Schon die ziemlich stetige Zunahme der Nucleolen in der wachsenden Ganglienzelle der Gastropoden sowie das Vorkommen der mächtigsten Nucleolen gerade in den größten, d. h. ältesten Ganglienzellen spricht für die Annahme, dass die Nucleolen lange erhalten bleiben und in der heranwachsenden Zelle,

wenn überhaupt, sich nur verhältnismäßig spärlich auflösen. Dies stimmt auch mit den Befunden an den Nucleolen selbst überein, in so fern ich bei den meisten Nucleolen eine Theilung oder Knospung nicht beobachten konnte. Nur bei den allergrößten sah ich bisweilen die grüne aus Nuclein bestehende Randzone, welche bei den rothen Nucleolen der multinucleolären Ganglienzellen als Rest des ursprünglich grünen Stadiums erhalten bleibt (Taf. XXXII, Figg. 3, 4, 11) und sich meist scharf von dem rothen Centrum der Nucleolen abhebt, wie in Stücke zerbrochen. Möglicherweise erfolgt also hier ein Zerfall der Nucleolen in Nucleinkörper. Diese Annahme findet auch eine gewisse Stütze in der oft zu konstatirenden Thatsache, dass gerade in den größten Ganglienzellen ganz auffallende Unterschiede bezüglich der Zahl der Nucleolen bestehen.

Eine periodische Auflösung der Nucleolen in Nucleinkörper und Neubildung findet also in dem Sinne, wie wir sie bei den multinucleolären Eiern so deutlich getroffen haben, bei den multinucleolären Ganglienzellen nach meinen Beobachtungen nicht statt, oder jedenfalls nur in ganz reducirtem Maße. Mit anderen Worten: die Beziehungen der Nucleolen und Nucleinkörper haben sich also auch hier schon stark gelöst, wenn auch wahrscheinlich noch nicht in dem Grade wie bei dem Hauptnucleolus der uninucleolären Eier und Ganglienzellen.

Gleich dem letzteren enthalten dagegen die Nucleolen der multinucleolären Ganglienzellen öfter unzweifelhafte Vacuolen in verschiedener Ausbildung, ein Beweis, dass bei ihnen die sekretorische Thätigkeit schon stärker entwickelt ist.

Interessant ist nun, dass bei den multinucleolären Ganglienzellen ein anderes Kernelement erscheint, das in ähnlich enge genetische Wechselbeziehungen zu den Mikrosomen tritt, wie bei den multinucleolären Eiern die Nucleolen, bei den uninucleolären Ganglienzellen und Eiern die Nebennucleolen. Das sind die Makrosomen. Wenigstens zeigen Mikrosomen und Makrosomen in den verschiedenen Kernen der multinucleolären Ganglienzellen der Gastropoden bezüglich ihrer Menge und Anordnung eine solche Mannigfaltigkeit, dass man zu ihrer Erklärung nur annehmen kann, dass die Makrosomen sich während des Wachsthums der Ganglienzelle wiederholt in Mikrosomen auflösen und dann aus diesen wieder neu entstehen: Manche Kerne lassen fast nur Makrosomen und von den Mikrosomen nur geringe Spuren unterscheiden, die Kerne direkt benachbarter Zellen umgekehrt sind oft überwiegend von Mikrosomen erfüllt

und enthalten nur kleine Partien von Makrosomen. Multinucleoläre Eier, uninucleoläre Ganglienzellen, resp. Eizellen und multinucleoläre Ganglienzellen haben also das Gemeinsame, dass sie in ihren Kernen sich wiederholt, und zwar wahrscheinlich oft periodisch, in Mikrosomen auflösende und aus diesen neu entstehende größere Nucleinkörper enthalten, nur mit dem Unterschiede, dass die letzteren in dem einen Falle (multinucleoläre Ganglienzellen) Makrosomen, im zweiten Falle Nebennucleolen (uninucleoläre Ganglienzellen und Eier), im dritten Falle (multinucleoläre Eier) Nucleolen im Allgemeinen sind.

Die **uninucleolären Drüsenkerne** der MALPIGHI'schen Gefäße und des Darmkanals von *Blatta* zeigen (cf. Taf. XXXIX, Figg. 10—25), abgesehen von der Zahl der Nucleolen, große Übereinstimmung mit den eben beschriebenen multinucleolären Ganglienzellen der Gastropoden, in so fern sich, wie überhaupt bei allen Drüsen, zunächst die Nucleinkörper stets durch Jodgrünfuchsin ausgesprochen grün färben, ferner unter ihnen ganz bedeutend die Makrosomen überwiegen und schließlich wahrscheinlich auch hier Makrosomen und Mikrosomen in engem genetischen Zusammenhang stehen.

Der große rothe Nucleolus lässt Beziehungen zu den Nucleinkörpern im CARNOY'schen Sinne nicht erkennen. Er geht stets aus einem grünen Nucleolus hervor und dieser aus einem Makrosoma, und zwar vollzieht sich dieser Übergang oft noch in schon weiter im Wachsthum vorgeschrittenen Zellen.

Die jüngsten Kerne enthalten entweder nur Mikrosomen, resp. Makrosomen oder neben solchen einen oder wenige grüne Nucleolen.

Auch die Entwicklung der rothen Nucleolen vollzieht sich also bei den uninucleolären Drüsen genau wie bei den multinucleolären Ganglienzellen, nur dass bei letzteren die Umwandlung eines grünen Nucleolus in einen rothen sich sehr oft, bei ersteren dagegen nur einmal oder einige wenige Male vollzieht.

Bisweilen zerfällt der große rothe Nucleolus durch Theilung in kleinere Stücke, welche bis zu dem Durchmesser der Mikrosomen herabgehen können, sich aber von diesen stets durch knallrothes Aussehen scharf unterscheiden (Fig. 12, 13).

Nebennucleolen von der Art, wie sie die **uninucleolären** Ganglienzellen und Eier enthielten, fehlen eben so wie bei den multinucleo-

lären Ganglienzellen und werden wie bei letzteren durch die Makrosomen ersetzt.

Bei den **multinucleolären Drüsenkernen** der Spinndrüsen der Raupen treten (cf. Taf. XXXIX, Figg. 1—9) im Gegensatz zu den uninucleolären Drüsen die Makrosomen gegenüber den Mikrosomen stark zurück.

Die rothen Nucleolen zeigen in den einzelnen Kernen eine sehr wechselnde Größe und sind oft nur mikrosomartig klein, in letzterem Falle erinnern sie dann stark an das Oxychromatin HEIDENHAIN's[1] (Fig. 2).

Das Bemerkenswertheste aber ist, dass die Nucleolen nur in bestimmten Kernen vorkommen. Ich habe vier verschiedene Entwicklungsstufen der Raupen untersucht und wenigstens bei den drei ältesten Stadien in den Drüsenschläuchen stets zwei Arten ven Kernen mit Sicherheit unterscheiden können, nämlich nucleolenhaltige und nucleolenfreie, und zwar kommen beide Kernarten meist in einem und demselben Schlauche neben einander, oft direkt benachbart, vor. Bald überwiegt die eine, bald die andere Kernart. Die nucleolenhaltigen Kerne sind entweder sehr reich an Nucleolen oder sie zeigen nur sehr wenige, auf einem Schnitt oft nur einen einzigen. Diese nucleolenarmen Kerne bilden offenbar die Übergänge zwischen den nucleolenfreien und den nucleolenreichen.

Die Nucleolen sind besonders in bestimmten Entwicklungsstadien sehr groß und ähnlich strukturirt wie manche in Auflösung begriffene Nucleolen, resp. deren Knospen in den multinucleolären Eiern. Ein Zerfall in Nucleinkörper ließ sich aber nie nachweisen, das färberische Verhalten der betreffenden Nucleolen spricht sogar entschieden gegen einen solchen, so dass die Möglichkeit offen bleibt, die Strukturen wieder als Ausdruck der sekretorischen Thätigkeit der Nucleolen, d. h. in gleichem Sinne zu deuten wie die Strukturen der Hauptnucleolen der uninucleolären Ganglienzellen, an die sie ebenfalls erinnern.

Die Thatsache, dass die rothen Nucleolen bei den multi- wie uninucleolären Drüsen oft mikrosomenartig klein sind, widerlegt aufs schlagendste den Einwurf, dass die Rothfärbung der Nucleolen nur eine durch die Größe bedingte Erscheinung sei und beweist, dass allein in der stofflichen Zusammensetzung der Nucleolen der Grund liegen kann, wie dies uns besonders auch die multinucleolären Eier der Amphibien gezeigt haben[2].

---

[1] Cf. Ausführlicheres über diesen Punkt sowie über den Gegensatz von KORSCHELT und MEVES oben p. 551 ff., 632 ff. und unten p. 674 ff.

[2] Cf. p. 579 Anm. die Bemerkungen HEIDENHAIN's über das Oxychromatin.

Die **Muskelkerne von Ascaris** sind uninucleolär und ähnlich den oben beschriebenen uninucleolären Ei- und Ganglienzellkernen gebaut (cf. Taf. XXXVIII, Figg. 13—21), aber darum sehr bemerkenswerth, weil sie Auflösungserscheinungen der Nucleolen zeigen, welche eine frappante Ähnlichkeit mit denjenigen der multinucleolären Eier der Amphibien haben, und zweifelsohne auch im gleichen Sinne zu deuten sind.

Oft theilt sich der Nucleolus in mehrere Stücke, welche lange Zeit im Zusammenhang bleiben und perlschnurartige Form annehmen können, genau wie bei den Amphibieneiern (Fig. 14).

Häufig koncentriren die Nucleolen ihre Substanz peripher oder sie bringen ringförmige Knospen in größerer Menge und von sehr wechselnder Größe zur Abschnürung; nicht selten zerfallen sie feinkörnig, indem sie zugleich oft an Umfang stark zunehmen. Die beiden letzten Vorgänge, d. h. Abschnürung von Ringen und feinkörniger Zerfall können sich gleichzeitig abspielen (Figg. 13, 17, 18).

Die körnig zerfallenden Theilstücke verblassen meist stark, so dass im Kern oft zwei sehr verschieden aussehende Nucleolenarten auftreten, nämlich erstens stärker gefärbte, mehr oder weniger homogen aussehende und zweitens helle deutlich gekörnte, welche letzteren oft, aber keineswegs immer, die größeren sind (cf. Fig. 13, 14, 17, 20, Taf. XXXVIII).

Diese Verhältnisse erinnern stark an die zweitheiligen Nucleolen des Froscheies, bei denen wir ebenfalls einen homogeneren dunklen, bei Jodgrünfuchsin intensiv roth färbbaren, und einen granulirten helleren den Nucleinkörpern gleich tingirbaren (bei Jodgrünfuchsinbehandlung violett erscheinenden) Abschnitt unterscheiden konnten, welche beide Anfangs zusammenhängen, später sich aber von einander lösen und dann als selbständige Nucleolen erscheinen (cf. Fig. 16, Taf. XXXVI).

Die feingranulirte helle Partie der doppeltheiligen Nucleolen des Froscheies löst sich, wie wir wissen, durch fortgesetzte Theilung in feine Nucleinkörper auf. Es liegt daher nahe ein Gleiches für die vollständig gleich gebauten Nucleolen der *Ascaris*-Zelle anzunehmen. Da durch Osmiumsäure die Nucleinkörper verblassen (cf. oben p. 525 ff.), so sind vielleicht die helleren granulirten Nucleolen von *Ascaris* auch stärker nucleinhaltig, entsprechend den violetten Abschnitten der doppeltheiligen Nucleolen des Froscheies.

In gleicher Weise sind wahrscheinlich alle in der Litteratur als **zweitheilige Nucleolen** beschriebenen Bildungen zu deuten. Sie werden

meist nur für die Eizellen angegeben, sind aber auch bei Gewebszellen sehr verbreitet. Denn außer der Muskelzelle von *Ascaris* traf ich sie auch, und zwar sehr ausgebildet, bei den Ganglienzellen der Chätopoden. Auch hier lassen sie stets einen nucleinhaltigen, meist größeren und einen nucleinarmen oder nucleinfreien kleineren Abschnitt unterscheiden, welche in der Regel getrennt von einander liegen und stets aus einem einfachen Nucleolus hervorgehen, d. h. also Differenzirungen eines uniform gebauten Mutternucleolus darstellten, genau wie im Froschei.

Die zweitheiligen Nucleolen der Autoren würden demnach nur Auflösungsfiguren eines ursprünglich einheitlichen Nucleolus darstellen in dem Sinne, dass bei diesem ein stärker nucleinhaltiger Abschnitt zur Differenzirung kommt, der sich in Nucleinkörper auflöst. Alle zweitheiligen Nucleolen der Autoren gewinnen in diesem Lichte eine große Bedeutung.

Bei den **Protozoen** habe ich rothfärbbare Nucleolarsubstanz nicht beobachtet.

Bei den Infusorien sind Nucleolen sehr häufig (cf. Taf. XXXVIII, Figg. 22—26). Sie zeigen aber auf Jodgrünfuchsinschnitten stets dieselbe Grünfärbung wie die Nucleinkörper.

Die Nucleolen der Infusorien bleiben also dauernd auf dem Stadium stehen, welches die rothfärbbaren Nucleolen der Metazoen vorübergehend entweder nur auf der allerfrühesten Entwicklungsstufe der Zelle (bei den uninucleolären Eiern und Ganglienzellen und multinucleolären Eiern) oder noch später beim Heranwachsen der Zelle (uninucleoläre Drüsen und multinucleoläre Ganglienzellen) durchmachen und von welchem sich ein Rest in der nucleinhaltigen, bald grün bald violett-färbbaren Randzone erhält, die bei den meisten rothen Nucleolen dauernd zu unterscheiden ist.

Bei *Actinosphaerium* (cf. Taf. XXXVIII, Figg. 27—30) kommen in den freilebenden (nicht encystirten) Thieren selbst Nucleolen nicht mehr zur Ausbildung, sondern ihre Kerne enthalten nur Makro- und Mikrosomen, überschreiten also nicht das Makrosomenstadium, das in der Mehrzahl der Fälle den Ausgangspunkt aller Nucleolenbildung bei den Metazoen darstellt, wie wir bei vielen multinucleolären und uninucleolären Kernen nachweisen konnten.

II. Anhang.

A. Was ist als Nucleolus zu bezeichnen?

Auf Grund meiner Nucleolenstudien möchte ich zu der viel umstrittenen Frage, was man Nucleolus zu nennen hat, Stellung nehmen.

AUERBACH[1] nannte, wie wir wissen (cf. oben p. 500) alle körnigen Einschlüsse des Kerns, sowohl die cyanophilen wie die erythrophilen, Nucleolen und fasste als solche also auch alle Nucleinkörper auf, während ROSEN[2] ihm gegenüber den Satz vertrat, dass nur die erythrophilen, d. h. bei Jodgrünfuchsinbehandlung rein roth reagirenden Kugeln als Nucleolen zu bezeichnen wären, die cyanophilen dagegen nur Produkte des Kerngerüstes darstellten und den Namen Nucleolen nicht verdienten. Dieser ROSEN'sche Standpunkt wird in der Botanik ziemlich allgemein vertreten. Für die cyanophilen Kernkörper wird meist der Name Chromatinkugeln gebraucht. Ich kann mich auf Grund meiner Untersuchnngen zu dieser Auffassung nicht ganz bekennen. Überblicken wir das, was ich oben bezüglich der färberischen Differenz der Nucleolen bei Anwendung rothblauer Farbstoffgemische gesagt habe, so kommen wir zu dem Resultat, dass die rein rothen Nucleolen lediglich die höchste Stufe der Nucleolenbildung darstellen, welche ganz allmählich aus dem grünen Vorstadium durch ein gemischtfarbiges Stadium hindurch hervorgeht und bei vielen Thieren, z. B. Infusorien, noch ganz fehlt. Ich halte es nun nicht für gerechtfertigt nur das Endprodukt dieser Entwicklungsreihe, d. h. nur die rothen Inhaltskugeln des Kerns, als Nucleolen zu bezeichnen, ihren grünen oder gemischtfarbigen gleich kugeligen Vorstadien aber diesen Namen zu entziehen, um so weniger als diese letzteren auch in ihrem feineren Bau oft durchaus mit den rothen übereinstimmen, in so fern sie gleich diesen bald eine starke periphere Koncentrirung ihrer Substanz zeigen, bald direkt ringförmig sind etc. (cf. z. B. die Infusorien). Auch bei Osmiumsäurebehandlung, durch welche alle Nucleolenbildungen sehr deutlich werden, treten beide Arten von Nucleolen in gleicher Schärfe hervor, so dass sie sich hier überhaupt nicht von einander unterscheiden lassen. Ich glaube, dass in der kugeligen scharf umrissenen Gestalt ein wichtiges Moment liegt, das die grünen Nucleolen den rothen gleichstellt und sie von den zwar gleich grünen,

[1] AUERBACH, l. c.
[2] ROSEN, l. c.

aber sehr verschieden gestalteten unsicher begrenzten Makrosomen unterscheidet, resp. einen großen Fortschritt diesen gegenüber bedeutet. Wahrscheinlich geht Hand in Hand mit der Kugelgestalt überall eine sekretorische Thätigkeit, die den Makrosomen noch fehlt. Rosen [1] ist namentlich auf Grund seiner Beobachtungen an sich theilenden Zellen zu dem Resultat gekommen die rothen und grünen Nucleolen scharf von einander zu trennen, da er letztere in den Kernfaden aufgehen sah, erstere aber nicht. Wenn dies ein ausschlaggebender Faktor wäre, so könnten auch alle Nucleolen der multinucleolären Eier der niederen Wirbelthiere (Amphibien, Knochenfische) den Namen Nucleolen nicht mehr behalten, da sie nach Carnoy [2] in die Chromosomen der Richtungskörper übergehen [3]. Aber selbst wenn die rothen Nucleolen sich nicht an der Chromosomenbildung betheiligen, so liegt doch hierin noch kein Grund, sie allein als Nucleolen zu bezeichnen und den grünen diesen Namen zu entziehen, lediglich weil sie Theile des Kerngerüstes sind. Denn in Wirklichkeit gehen auch die rothen Nucleolen in ihrer Entwicklung, wie wir wissen, durch das Zwischenstadium der grünen Nucleolen und Makrosomen auf die Mikrosomen, d. h. den Hauptbestandtheil des Kerngerüstes der Autoren zurück [4]. Ich halte es für das Richtigste alle kugeligen scharf begrenzten Inhaltskörper des Kernes als Nucleolen zu bezeichnen und diese nach ihrem Nucleingehalt zu unterscheiden 1) in nucleinfreie Nucleolen (besonders die Hauptnucleolen der uninucleolär gebauten Eier und Ganglienzellen); 2) in nucleinhaltige und diese wieder zu trennen je nach dem Phosphorgehalt des Nucleins a) in phosphorreiche (z. B. diejenigen der Infusorien und alle Jugendstadien der rothen Nucleolen der Metazoen) und b) in phosphorärmere (Nebennucleolen der uninucleolären Eier und Ganglienzellen, Nucleolen der multinucleolären Eier [5]). Die letz-

---

[1] Rosen, l. c.

[2] Carnoy, l. c.

[3] Cf. auch auf p. 668 ff. die letzte Arbeit von Carnoy.

[4] Cf. den Anhang zu den Schlussergebnissen p. 674.

[5] Häcker hat richtig die Nucleolen der Eier der niederen Wirbelthiere und die Nebennucleolen der uninucleolären Eier auf eine gleiche Stufe und in Gegensatz zu den Hauptnucleolen der uninucleolären Eier gestellt, den wahren Sachverhalt aber, d. h. die periodische Auflösung der ersteren (d. h. der Nebennucleolen und der Nucleolen der multinucleolären Eier) in Nucleinkörper und ihre Neuentstehung aus letzteren, was beiden Nucleolenarten gemeinsam ist, nicht erkannt. Nicht angebracht ist es aber für die Nucleolen der Eier der niederen Wirbelthiere auch den Namen Nebennucleolen einzuführen, wie Häcker es thut (cf. oben p. 558). Dieser Name ist nach meinem Empfinden nur ge-

teren färben sich entweder violett oder roth. Dieser Gegensatz findet wohl seine Erklärung in der MALFATTI'schen Beobachtung, dass phosphorschwache Nucleinkörper sich bei Anwendung rothblauer Farbstoffgemische violett bis roth färben.

Ich stehe also bezüglich der Nucleolen etwa auf dem Standpunkt von RICHARD HERTWIG[1], der ebenfalls zwischen beiden Nucleolenarten keinen scharfen Gegensatz macht, sondern die nucleinfreien direkt aus den nucleinhaltigen durch Verlust des Nucleins hervorgehen lässt.

In der zoologischen Litteratur ist sonst bisher der chemischen Verschiedenheit der Nucleolen, besonders der Gewebszellen, nur wenig Beachtung geschenkt worden[2], obwohl FLEMMING bereits in seinem großen Werke[3] darauf hingewiesen hat, dass unter den Nucleolen stoffliche Differenzen bestehen. Sehr treffend spricht sich auch OSKAR HERTWIG über die Nucleolenfrage aus[4].

B. Protozoen-Nucleolus, Metazoen-Nucleolus und Keimfleck.

Anknüpfend an das eben Gesagte, möchte ich noch einige irrthümliche Anschauungen über Gegensätze, die bezüglich der Nucleolen zwischen Protozoen, Eiern und Gewebszellen bestehen sollen, berichtigen.

So muss zuerst betont werden, dass zwischen den Keimflecken der Eier und den Nucleolen der Gewebszellen absolut kein durchgreifender Unterschied besteht. Zunächst sind, wie wir gesehen haben, die Keimflecke der verschiedenen Thierklassen nicht einmal unter sich gleich. Denn die Nucleolen der multinucleolären

---

rechtfertigt in dem Sinne, in welchem ihn FLEMMING angewandt hat, d. h. für die uninucleolären Kerne der Eier und der gleich gebauten Gewebszellen, z. B. der Ganglienzellen der Wirbelthiere, bei denen die Nebennucleolen neben einem Hauptnucleolus vorkommen.

[1] R. HERTWIG, l. c.

[2] Abgesehen von den oben p. 641 ff. berücksichtigten Arbeiten über die zweitheiligen Nucleolen der Eier.

[3] FLEMMING, Zellsubstanz etc. l. c.

[4] O. HERTWIG, Die Zelle und die Gewebe. Erstes Buch p. 43. Nur der von HERTWIG betonte Gegensatz zwischen den Keimflecken der Eier und den Nucleolen der Gewebszellen besteht nach meinen Untersuchungen nicht in der Allgemeinheit, wie sie HERTWIG anzunehmen scheint; denn bei den uninucleolären Eiern (z. B. der Säugethiere) und den uninucleolären Ganglienzellen (z. B. der Wirbelthiere) zeigen die Hauptnucleolen vollständig die gleiche Zusammensetzung (cf. p. 667, 668).

Eier der niederen Wirbelthiere sind nucleinhaltig und stehen in engen genetischen Wechselbeziehungen zu den Nucleinkörpern, die Hauptnucleolen der uninucleolären Eier sind dagegen nucleinfrei und in erster Linie sekretorische Organe; die Keimflecke gewisser Wirbellosen färben sich nach OBST aber durch Jodgrünfuchsin sogar ausgesprochen grün, entweder ganz oder theilweise (doppeltheilige Nucleolen), enthalten also sogar sehr phosphorreiches Nuclein.

Auf der anderen Seite zeigen z. B. die uninucleolären Eikerne der Säuger wie im übrigen Bau so auch bezüglich der Nucleolen die allergrößte Übereinstimmung mit den uninucleolären Ganglienzellen.

Eben so irrig ist es die Nucleolen der Protozoen und die Keimflecke der Eier als einheitliche Bildungen aufzufassen, wie dies besonders RHUMBLER[1] gethan hat, der den Nucleolen der Protozoen wie der Eier nicht einmal ihren Namen lässt, sondern sie als Binnenkörper bezeichnet. Denn einerseits kommen unter den Protozoen bei den einen wirkliche kugelige Nucleolen (Infusorien) bei den anderen (Actinosphärium) nur Makrosomen vor; andererseits sind die Nucleolen (resp. Makrosomen) der Protozoen stets intensiv grün färbbar durch Jodgrün, d. h. sie enthalten sehr phosphorreiches Nuclein, dagegen z. B. die Hauptnucleolen der uninucleolären Eier sind eben so ausgesprochen erythrophil und wahrscheinlich ganz nucleinfrei.

Anm.: Nach dem Tode von CARNOY veröffentlichte LEBRUN[2] eine dritte Abhandlung über die Eireifung der Amphibien, und zwar speciell der Anuren, welche CARNOY nicht mehr ganz abgeschlossen hatte. Ich kenne diese Arbeit nur aus dem SCHWALBE'schen Jahresbericht, welcher Ende Februar dieses Jahres erschien, als das vierte (Nucleolen-) Kapitel meines Manuskripts bereits fertiggestellt war. Ich will daher die neuen CARNOY'schen Untersuchungen hier am Schluss nur ganz kurz berücksichtigen. Sie beziehen sich auf *Alytes obstetricans*, *Bombinator igneus*, *Bufo calamita*, *Bufo vulgaris* und *Rana temporaria*.

Was den Frosch betrifft, so scheint CARNOY zum Theil ähnliche Auflösungsfiguren der Nucleolen beobachtet zu haben, wie ich sie beschrieben habe, so weit ich aus dem FICK'schen Referat erkennen kann: In der zweiten Periode ist die Nucleolenauflösung nur auf die periphere Zone des Keimbläschens beschränkt, wie ich es ebenfalls

[1] RHUMBLER, l. c.

[2] CARNOY et LEBRUN, La cytodiérèse de l'oef. La vésicule germinative et les globules polaires chez les batraciens. La Cellule. Tome XVII.

geschildert und abgebildet habe, die Auflösung ist entweder kugelig oder körnig, oder fädig-kugelig-körnig, oder ringförmig-kugelig-körnig oder fädig-raupenförmig-körnig; in der dritten Periode lösen sich die Nucleolen wieder nur in der Mitte auf, und zwar fädig-kugelig-körnig, mit oder ohne Raupenbildung, oder nur kugelig-körnig.

Beachtenswerth ist die Bemerkung LEBRUN's, dass bei der Kröte die Auflösungskügelchen meist dem Nucleolus direkt entströmen und erst im Kernplasma die Feder- und Raupenfiguren hervorrufen. Die von mir oben (p. 564 ff.) vertretene Auffassung, dass viele Auflösungsfiguren CARNOY's nicht endogen im Nucleolus, wie CARNOY es allgemein in seinen ersten beiden Arbeiten annimmt, sondern exogen entstehen, wird also in der dritten Abhandlung auch von CARNOY und LEBRUN getheilt. Es besteht nur der Unterschied, dass ich die Perlschnur-, Feder- und Raupenfiguren auf Grund meiner Beobachtungen für Sprossungsprodukte von Knospen des Mutternucleolus halte.

Besonders interessant ist aber wieder die Beobachtung, dass die letzten Nucleolen des Keimbläschens in die Chromosomen der Richtungsspindel übergehen. FICK referirt im Jahresbericht die diesbezüglichen Befunde CARNOY's in folgenden Worten für die Kröten: »Der Kern verschwindet rasch, am oberen Pol tritt eine schöne Protoplasmastrahlung, der ‚Spindelfleck' auf, der die übrig bleibenden Nucleolen enthält; diese verwandeln sich in die Chromosomen der ersten Richtungsspindeln, wie es bei den *Tritonen* beschrieben wurde, und bilden ‚Vierergruppen', und für den Frosch: »Um den Spindelflecken, der die Dauernucleolen für die Richtungsspindelchromosomen enthält, herum bildet sich eine Kernplasmastrahlung ..... der ‚Spindelflecken' umgiebt sich mit einer Membran und steigt als kleiner Kern im oberen Pol auf. Die in ihm enthaltenen Nucleolen bilden sich zu den Chromosomen der Richtungsspindel um.«

Wie schon oben ausgeführt, kann nach diesen Beobachtungen CARNOY's resp. LEBRUN's die von mir für die Gastropodenganglienzellen beschriebene, von den Nucleolen ausgehende Neuzellbildung kaum mehr als etwas sehr Auffälliges und Außergewöhnliches betrachtet werden, da auch in diesem Falle die Nucleolen nucleinhaltig sind.

V. Schlussergebnisse.

1) Alle Kerne bestehen aus einem netzförmigen Plastingerüst, aus einem von diesem umschlossenen strukturlosen mehr oder weniger

flüssigen Enchylema und aus dem Plastingerüst aufgelagerten Nucleinkörpern und Nucleolen.

2) Die Nucleinkörper färben sich bei Anwendung rothblauer Farbstoffgemische entweder intensiv grün oder mehr oder weniger violett bis violettrosa, d. h. sie sind bald sehr reich an Phosphor, bald phosphorärmer.

3) In allen jungen Kernen sind die Nucleinkörper stark phosphorhaltig, also durch Jodgrünfuchsin ausgesprochen grün färbbar. In den älteren Zellen bleibt dieser Phosphorgehalt in vielen Fällen (z. B. in allen Drüsenzellen, den multinucleolären Ganglienzellen) erhalten, in anderen Fällen (uninucleoläre Eizellen und Ganglienzellen, multinucleoläre Eizellen) verliert sich der Phosphorgehalt der Nucleinkörper stark.

4) Die Nucleinkörper sind entweder Mikrosomen oder Makrosomen, d. h. im ersteren Falle granulaartig klein, in letzterem Fall bedeutend größer.

5) Die Makrosomen sind meist mehr oder weniger eckig, vielgestaltig, unsicher umrissen und entweder mehr oder weniger homogen oder deutlich gekörnt. In letzterem Falle lassen sie sich oft leicht als Konglomerate von Mikrosomen nachweisen.

6) Das netzförmige Plastingerüst tritt in doppelter Modifikation auf. Entweder ist es im ganzen Kern sehr gleichmäßig und sehr eng, meist so eng, dass es auf Schnitten nur als Körnchenmasse erscheint; in diesem Falle liegen die Nucleinkörper, welche dann oft makrosomenartig groß sind, dem Plastingerüst genau wie die Nucleolen regellos eingestreut. Oder das Plastingerüst ist sehr unregelmäßig und weitmaschiger; in diesem Falle treten 1) die Fäden des Netzes meist deutlicher auf lange Strecken hervor, sind 2) die Nucleinkörper meist kleiner und diese 3) auf den Plastinfäden reihenweise hinter einander geordnet. Mit anderen Worten: diese zweite Kernart zeigt dann deutlich chromatische Netze im Sinne FLEMMING's und seiner Anhänger.

7) Das Enchylema ist färbbar und zwar durch Jodgrünfuchsin grün wie die Nucleinkörper. Es enthält demnach ebenfalls Nuclein, entweder gelöst oder in diffuser Form.

8) Mikrosomen und Makrosomen stehen oft in engem genetischen Zusammenhang, indem letztere wiederholt aus ersteren entstehen, um sich in diese dann wieder aufzulösen. (In gleiche Wechselbeziehungen zu den Mikrosomen treten bei vielen Zellen, so den uninucleolären Eiern und Ganglienzellen, die Nebennucleolen, bei anderen Zellen, so

den multinucleolären Eiern der niederen Wirbelthiere, sämmtliche Nucleolen, cf. unter Nr. 13.)

9) Im Gegensatz zu den cyanophilen, d. h. grün oder violett färbbaren Nucleinkörpern sind die Nucleolen der Metazoen erythrophil, d. h. sie färben sich bei Anwendung von rothblauen Farbstoffgemischen ausgesprochen roth.

10) Alle durch Jodgrünfuchsin rothfärbbaren Nucleolen der Metazoen gehen aus intensiv grün sich tingirenden, d. h. durch stark phosphorhaltiges Nuclein ausgezeichnete Nucleolen hervor. Der Übergang des grünen Nucleolenstadiums in das rothe vollzieht sich entweder nur in der frühesten Entwicklungsperiode der Zelle (uninucleoläre Eier und Ganglienzellen, multinucleoläre Eier) oder noch später in der heranwachsenden Zelle resp. während des ganzen Wachsthums der Zelle (uninucleoläre Drüsen, multinucleoläre Ganglienzellen). Ein Rest des ursprünglich grünen Nucleolenstadiums bleibt bei den erwachsenen rothen Nucleolen als Randzone erhalten, die bald grün, bald violett färbbar ist, d. h. in dem einen Fall phosphorreicheres, in dem anderen Falle phosphorärmeres Nuclein enthält und sich scharf von dem rothen Centrum der Nucleolen abhebt.

11) Die grünen, den Ausgangspunkt der Entwicklung der rothen Nucleolen darstellenden Nucleolen entstehen, wie sowohl bei multiwie uninucleolären Kernen in vielen Fällen nachgewiesen werden konnte, aus Makrosomen, die ihrerseits wieder nur Konglomerate von Mikrosomen sind; in manchen Fällen wachsen die Mikrosomen wahrscheinlich auch selbständig je zu einem Nucleolus heran: alle Nucleolenbildungen gehen also in ihrer Entwicklung auf die Mikrosomen zurück.

12) Bei den Protozoen kommt es nicht zur Ausbildung rothfärbbarer Nucleolarsubstanz: bei den Infusorien finden sich wohl Nucleolen, oft sogar in großer Menge, sie bleiben aber stets auf dem grünen Stadium stehen; bei *Actinosphaerium* (frei lebende Thiere) vermisste ich Nucleolen überhaupt, ihre Kerne enthalten außer den Mikrosomen nur noch Makrosomen, überschreiten also nicht das Makrosomen-Stadium der Entwicklung der rothen Nucleolen der Metazoen. Also auch für die Histologie hat das biogenetische Grundgesetz seine Gültigkeit, in so fern die rothen Nucleolen der Metazoen vorübergehend in ihrer Entwicklung Stadien durchmachen, die Dauerzuständen der Protozoen entsprechen.

13) In vielen Kernen behalten die Nucleolen dauernd das Nuclein, nur in phosphorärmerer Form, so die Nebennucleolen der uni-

nucleolären Eier und Ganglienzellen, ferner sämmtliche Nucleolen der multinucleolären Eier. In diesem Falle bleiben die Nucleolen in engen genetischen Wechselbeziehungen zu den Nucleinkörpern, speciell den Mikrosomen, indem sie, oft periodisch, in Mikrosomen zerfallen und aus diesen wieder neu entstehen.

14) In vielen Nucleolen geht das Nuclein aber ganz oder beinahe vollständig verloren. Dies gilt besonders von den Hauptnucleolen der uninucleolären Eier und Ganglienzellen. Dann verlieren sich einerseits die engen Beziehungen zu den Nucleinkörpern, wie sie bei den nucleinhaltigen Nucleolen (cf. Nr. 13), bestehen, andererseits kommt in den Nucleolen die sekretorische Thätigkeit, die bei den nucleinhaltigen Nucleolen, z. B. der multinucleolären Eier nur schwächer entwickelt ist, zu stärkerer Ausbildung und kennzeichnet sich meist durch das Auftreten vieler Vacuolen von der Art, wie sie Häcker und Balbiani in den lebenden Eiern der Echinodermen beobachtet hat, bei denen die Vacuolen in den Nucleolen (Keimflecken) periodisch entstehen und nach Entleerung ihres Sekretes, d. h. ihres Inhaltes, wieder verschwinden. Fast überall, wo in der botanischen wie zoologischen Litteratur Nucleolen beschrieben werden, wird auch das Vorkommen von Vacuolen in ihnen betont. Die Entstehung von Sekreten ist also offenbar bei den Nucleolen eine sehr allgemeine Erscheinung.

15) Die Nucleolen, besonders die sekretorisch stark thätigen Hauptnucleolen der uninucleolären Kerne, stellen ein dem Kern und dem Leib der Zelle gleichwerthiges Organ der Zelle dar, welches wahrscheinlich in erster Linie auf den Kern einwirkt und zu diesem in ähnlichem Verhältnis steht wie der Kern selbst zum Zellkörper. Wenigstens spricht dafür stark die Thatsache, dass alle kleineren Kerne uninucleolär, alle größeren multinucleolär sind. Dass nur der Kern und nicht der Zellleib der ausschlaggebende Faktor ist, beweisen einerseits die Muskelzellen von *Ascaris*, deren kleiner Kern trotz des Riesenumfanges der Zelle selbst uninucleolär ist, andererseits die multinucleolären Spinndrüsen von *Saturnia* und die Ganglienzellen der Gastropoden, bei denen der Protoplasmaleib verhältnismäßig kleiner, der Kern aber sehr groß ist und dementsprechend eine Unmenge von Nucleolen enthält. Dass ferner diese Vermehrung der Nucleolen nicht immer in den Wechselbeziehungen derselben zu den Nucleinkörpern ihren Grund hat (cf. Nr. 13), sondern dass es sich dabei vor Allem um eine (wahrscheinlich durch ihr Sekret bewirkte) Beeinflussung des ganzen Kerns handelt, zeigen die multinucleolären Ganglienzellen der Gastropoden, bei welchen mit dem

Wachsthum des Kerns eine stetige Vermehrung der Nucleolen, nicht aber gleichzeitig eine Auflösung derselben in Nucleinkörper im Sinne der multinucleolären Eier erfolgt.

16) In vielen Fällen wirken die Nucleolen wahrscheinlich auch auf den Zellleib ein, entweder indirekt durch den Kern oder direkt.

17) Eben so wie der Kern sich fast beständig in seinem feineren Bau verändert, kann es nicht Wunder nehmen, wenn auch in den Nucleolen im Zusammenhang mit ihrer sekretorischen Thätigkeit sehr wechselnde und theilweise komplicirtere Strukturen (Nucleololen etc.) zur Entstehung kommen. Wie ferner der Kern im Zellleib einen sehr verschiedenen Einfluss ausübt, so wahrscheinlich auch der Nucleolus. So steht er unter Anderem offenbar auch mit der Membranbildung der Zelle in Zusammenhang, wie dies schon STRASSBURGER angenommen hat. Denn Zellmembran und Hauptnucleolus zeigen oft, so besonders in den Eiern der Säugethiere, eine ganz frappante Übereinstimmung in der Färbbarkeit, namentlich bei Jodgrünfuchsinbehandlung.

18) In gewissen Fällen werden die Nucleolen der Ausgangspunkt einer Neuzellbildung, d. h. sie wandern erst aus dem Kern und schließlich aus dem Zellleib, während gleichzeitig ein Stück des Mutterzellkörpers sich um sie als Tochterzelle abschnürt. Diese von mir bei den Ganglienzellen der Gastropoden beobachtete Erscheinung hat nach den Beobachtungen von CARNOY und mir bei den multinucleolären Eiern nichts Wunderbares mehr an sich, da hier die Nucleolen nicht nur während der Entwicklung wiederholt in Nucleinkörper zerfallen und aus diesen neu entstehen, sondern auch am Ende der Eireife die Chromosomen der Richtungsspindel aus sich hervorgehen lassen. Der nothwendigste Faktor bei jeder Theilung ist wahrscheinlich das Nuclein. Die in Frage kommenden Nucleolen der Gastropodenganglienzellen sind aber nucleinhaltig; denn sie haben eine durch Jodgrünfuchsin grün färbbare Randzone, die also ebenfalls durch phosphorreiches Nuclein ausgezeichnet ist[1].

19) Die Nucleolen können sich theilen, Knospen und Sprossen treiben, oft in ganz ähnlicher Weise wie viele niedere Organismen, so dass sie oft z. B. wie Basiden mit Sporen aussehen. Eben so wie bei letzteren die Knospungs- resp. Sprossungsprodukte selbständige Einzelwesen darstellen, so repräsentiren zweifelsohne auch die durch

[1] Auf diese Verhältnisse komme ich in einer anderen Abhandlung dieser Zellstudien noch eingehender zurück.

Theilung resp. Knospung und Sprossung aus den Nucleolen hervorgehenden Nucleinkörper kleinste Elementarorgane im Sinne der Plastiden CRATO's (cf. über diesen Punkt im dritten Kapitel p. 555—557 Ausführlicheres).

Anhang.

Oxychromatin und erythrophile Nucleolarsubstanz.

Beim nochmaligen Prüfen der citirten Litteratur wurde ich während des Druckes vorliegender Arbeit auf eine kurze Anmerkung in HEIDENHAIN's oft citirter Abhandlung: Neue Untersuchungen über die Centralkörper etc. Arch. f. mikr. Anat. 1894 auf p. 548 aufmerksam, welche von mir bis dahin übersehen worden war, aber nach verschiedenen Richtungen bemerkenswerth ist. HEIDENHAIN schreibt hier: »Als charakteristisches Faktum möchte ich hier erwähnen, dass solche Zellenkerne, welche der Regel nach sich nicht mehr mitotisch theilen, wie die Kerne der Ganglienzellen und die Kerne des Darmepithels auf der Höhe der Schleimhautfalten (Salamander) viel mehr Oxychromatin enthalten als Basichromatin. Diese Kerne würden mithin phosphorarm sein. Kerne, welche sich lebhaft theilen, enthalten umgekehrt relativ viel Basichromatin.«

Diese Anmerkung hat mir überhaupt erst deutlich gezeigt, welches der von mir beobachteten Kernelemente dem Oxychromatin HEIDENHAIN's entspricht, worüber ich mir lange Zeit nicht klar war, wie meine Auslassungen oben p. 551 ff. beweisen. Ich habe es vorgezogen nicht eine diesbezügliche Änderung im Text vorzunehmen, sondern in diesem Nachtrag zusammenfassend meine Stellungnahme gegenüber der Oxychromatinfrage darzulegen.

HEIDENHAIN betont, dass sein Oxychromatin sich in BIONDI'scher Lösung rein rubinroth färbt und dadurch scharf gegen das sich rein smaragdgrün tingirende Basichromatin absticht (cf. oben p. 551). Ich habe bei dem von mir verwendeten Jodgrünfuchsin nur in einer einzigen Kernart, nämlich den Spinndrüsenkernen der Raupen, das Oxychromatin in der von HEIDENHAIN angegebenen Färbung neben dem Basichromatin getroffen (cf. die Figg. 2—9 auf Taf. XXXIX).

HEIDENHAIN bezeichnet das Oxychromatin mit Bezug auf die MALFATTI'schen Beobachtungen, dass nur sehr phosphorreiche Nucleine in grün (resp. blau)-rothen Farbstoffgemischen rein grün, phosphorärmere aber violett, sehr phosphorarme sogar rein roth sich färben

(cf. oben p. 502), als ein phosphorärmeres Nuclein. Auch ich habe für die verschiedensten Kernarten, so besonders die Ganglienzellen der Wirbelthiere, die uni- und multinucleolären Eier (cf. das zweite und dritte Kapitel) phosphorarme Nucleinkörper beschrieben, diese aber in der Regel nicht wie bei den eben erwähnten Spinndrüsenkernen der Raupen rein roth, sondern violett (nur bisweilen mit schwach rosa oder röthlichem Anflug) beobachtet (cf. z. B. die Figg. 3—8 auf Taf. XXXIII). Die Angabe HEIDENHAIN's in obiger Anmerkung, dass die Ganglienzellen der Wirbelthiere besonders viel Oxychromatin enthalten, beweist mir nun, dass wir das HEIDENHAIN'sche Oxychromatin auch in meinen violett-färbbaren phosphorärmeren Nucleinkörpern zu suchen haben.

Vergleiche ich jetzt unsere beiderseitigen Beobachtungen, so stimme ich also darin mit HEIDENHAIN überein, dass in den thierischen Kernen phosphorreiche und phosphorarme Nucleinkörper vorkommen, stehe aber in folgenden Punkten zu ihm im Gegensatz:

1) färben sich nach meinen Untersuchungen mit Jodgrünfuchsin die phosphorarmen Nucleinkörper nicht immer rein roth, d. h. in der Farbe des sauren Anilinfarbstoffes, sondern weitaus in der Mehrzahl der Fälle violett (oder rosaviolett)[1],

2) ist die Doppeltheiligkeit des Chromatins nicht eine allen Kernen zukommende Erscheinung, sondern es giebt Kerne

a) welche nur aus Basichromatin bestehen. Hierher gehören z. B. die multinucleolären Ganglienzellkerne der Gastropoden (cf. die Figg. 1—5 auf Taf. XXXII), ferner viele Spinndrüsenkerne der Raupen, welche gleichzeitig mit den oben erwähnten durch Oxy- und Basichromatin ausgezeichneten Kernen und oft direkt diesen benachbart in einem und demselben Schlauche vorkommen (cf. oben p. 631 ff.),

b) welche überhaupt kein Basichromatin besitzen, sondern nur phosphorarme, aber größtentheils violett färbbare Nucleine enthalten, wie z. B. die Ganglienzellkerne der Wirbelthiere (cf. die Fig. 3—14 auf Taf. XXXIII) und die uni- wie multinucleolären Eikerne (cf. die Fig. 1 auf Taf. XXXVIII und die Figg. 10, 14, 16, 20, Taf. XXXVI).

---

[1] Nur bei absterbenden Zellen, wie ich sie öfter bei den uninucleolären Ganglienzellen des Hundes fand (cf. meinen Aufsatz »Die Ganglienzelle«, l. c.), nehmen alle Nucleinkörper im Kern eine gleich rothe Farbe an wie der Nucleolus (cf. Fig. 32 auf Taf. XXXIII), worauf ich, wie schon oben bemerkt, in einem anderen Aufsatze dieser Zellstudien noch ausführlicher zurückkommen werde.

Alle Zellen, welche im ausgebildeten Zustande solche phosphorarme Kerne b besitzen, enthalten in der frühesten Jugend aber gleich phosphorreiche Kerne, wie die Gruppe a sind (cf. die Figg. 1—7 auf Taf. XXXVI und Figg. 1—4, Taf. XXXIV).

In der oben citirten Arbeit schreibt HEIDENHAIN an anderer Stelle mit Bezug auf die MALFATTI'schen Untersuchungen: »Da hier die nämlichen Farbstoffe verwendet wurden, welche auch in der BIONDI'schen Lösung und dem EHRLICH'schen Triacid enthalten sind, so hätten wir demnach in dem Basichromatin oder dem Chromatin der Autoren phosphorreiche, in dem Oxychromatin oder Lanthanin phosphorarme Nucleine vor uns. Demnach sind ferner das Basichromatin und Oxychromatin durchaus nicht als für die Dauer unveränderliche Körper aufzufassen, sondern durch Aufnahme und Abgabe von *P* könnte eventuell die Färbung sich ändern. Meine heutige Meinung geht also dahin, dass die Affinitäten der chromatophilen Mikrosomen des Kerngerüstes gegenüber den basischen und sauren Anilinfarbstoffen sich nach gewissen physiologischen Zuständen des Kerns oder der Zelle reguliren, in Betreff deren wir bisher eine genauere Einsicht noch nicht haben.« In gleichem Sinne hat sich auch KORSCHELT[1] (cf. oben das Citat auf p. 634) ausgesprochen. Nach dieser Richtung pflichte ich HEIDENHAIN und KORSCHELT, wie schon oben (p. 633) betont, vollständig bei. Besonders glaube ich, dass bei den Drüsenkernen in den verschiedenen physiologischen Zuständen Oxy- und Basichromatin in einander übergehen können, eben so wie ja auch bei den phosphorarmen Kernen z. B. der Ganglienzellen der Wirbelthiere und der Eier die violetten Nucleinkörper aus den rein grünen basichromatischen Nucleinkörpern der Jugendstadien dieser Zellen sich entwickeln (cf. oben das zweite und dritte Kapitel und die Figg. 1—10 der Taf. XXXVI). Sehr beweisend in dieser Beziehung ist die schon öfter hervorgehobene Thatsache, dass bei den Spinndrüsen der Raupen oft die doppeltchromatischen und die rein basichromatischen Kerne in demselben Schlauche direkt neben einander vorkommen (cf. oben p. 631 ff.).

In den Spinndrüsen der Raupen sind andererseits die in der für das HEIDENHAIN'sche Oxychromatin typisch knallrothen Farbe auftretenden Mikrosomen durch alle Zwischenformen bezüglich der Größe mit den gleich intensiv roth gefärbten großen Nucleolen verbunden (cf. die Figg. 2—9 auf Taf. XXXIX und oben p. 633); da ferner, wie

---

[1] KORSCHELT, l. c.

ich oben für die verschiedensten Kerne nachgewiesen habe (cf. bes. das vierte Kapitel), die rothen Nucleolen stets aus dem grünen Basichromatin hervorgehen, entweder schon in den allerfrühesten Jugendstadien der Zellen (z. B. bei den Ganglienzellen der Wirbelthiere und den Eiern) oder noch später während des Wachsthums der Zelle (z. B. bei den multinucleolären Ganglienzellen der Schnecken und den MALPIGHI'schen Gefäßen von *Blatta*), so glaube ich in Übereinstimmung mit KORSCHELT[1] (cf. das 2. Citat auf p. 634), dass das HEIDENHAIN'sche Oxychromatin den rothen Nucleolen näher steht als HEIDENHAIN anzunehmen geneigt scheint. AUERBACH[2] hat diese nahen Beziehungen auch schon erkannt, wenn es auch sicherlich verfehlt ist alle Chromatinkugeln ohne Weiteres als Nucleolen zu bezeichnen, wie AUERBACH es gethan hat, da die Nucleolen (oft sehr komplicirt gebaute) Differenzirungsprodukte der Nucleinkörper darstellen, welche ein Recht haben besonders benannt zu werden.

Die am Anfang dieses Anhanges citirte Anmerkung HEIDENHAIN's, welche den Ausgangspunkt vorstehender Erörterungen gegeben hat, ist andererseits auch darum interessant, weil sie beweist, dass die von ROSEN[3] für die Pflanzen, von mir für die thierischen Zellen konstatirte Thatsache, dass oft sich theilende Kerne viel phosphorreiches Nuclein enthalten, von HEIDENHAIN schon früher erkannt worden ist.

Breslau, im November 1902.

Anm.: Während des Druckes meiner Arbeit erschien ein Aufsatz von R. WOLFG. HOFFMANN: »Über die Ernährung der Embryonen von *Nassa mutabiles* Lam. Ein Beitrag zur Morphologie und Physiologie des Nucleus und Nucleolus (diese Zeitschr. Bd. LXXII, 4. Hft. 1902), welcher für das von mir behandelte Thema in so fern interessant ist, als auch HOFFMANN zu dem Resultat kommt, dass die im Hauptnucleolus auftretenden Vacuolen eine normale Erscheinung darstellen, und die Nucleolen ein Sekret absondern, welches für die im Kern (resp. im Zellleib) sich abspielenden Lebensvorgänge von Wichtigkeit ist.

[1] KORSCHELT, l. c.
[2] AUERBACH, l. c.
[3] ROSEN, l. c.

Erklärung der Abbildungen.

A. Buchstabenerklärung:

ck, Centralkanal des Rückenmarks;
fepk, Follikelepithelkern;
gz, Ganglienzelle;
K, Kern;
mi, Mikronucleus;
mz, Mutterzelle;
nclk, Nucleinkörper;
ng, Neurogliakern;
nll, Nucleolus;
pl, Plastingerüst;
tz, Tochterzelle;
zl, Zellleib;
zm, Zellmembran.

B. Figurenerklärung:

Alle Figuren sind bei starker und, so weit nicht das Gegentheil bemerkt ist, durchweg bei etwa gleicher Vergrößerung wiedergegeben.

Tafel XXXII.

Multinucleoläre Ganglienzellen aus Schnittserien, ausgenommen Fig. 9.

Fig. 1—10. *Helix.*
Fig. 11—15. *Pleurobranchus.*
Fig. 1—5, 10—15. Sublimathärtung.
Fig. 6—8. Osmiumsäurehärtung und Nachbehandlung durch Pikrokarmin.
Fig. 9. Ganglienzelle aus einem frisch im Blut untersuchten Zupfpräparat.
Fig. 1—5. Jodgrünfuchsinfärbung.
Fig. 1, 2. Glycerindifferenzirung und Einschluss in Glycerin.
Fig. 3—5. Differenzirung durch absoluten Alkohol und Einschluss in Kanadabalsam.
Fig. 10—17. Färbung durch Delafield'sches Hämatoxylin.
Fig. 14 u. 15. Kerne, nur theilweise wiedergegeben.
Fig. 12 u. 13. Kleine Partien von Kernen.

Tafel XXXIII.

Fig. 1 u. 2. **Multinucleoläre Ganglienzellen.** Fig. 3—31. **Uninucleoläre Ganglienzellen.** Aus Schnittserien. Sublimathärtung mit Ausnahme von Fig. 30 und 31, bei denen Osmiumsäurehärtung und Nachbehandlung mit Pikrokarmin vorliegt.

Fig. 1 u. 2. Auf einander folgende Schnitte durch eine Ganglienzelle von *Pleurobranchus*. Fig. 2. Der Kern ist nur theilweise ausgeführt. Färbung durch Delafield'sches Hämatoxylin.

Fig. 3—14, 18—21, 24—28, 32. Spinalganglienzellen eines (8 Wochen alten) Hundes.

Fig. 3—6. Kerne, sehr stark vergrößert.
Fig. 18—20. Junge Ganglienzellformen.
Fig. 21. Große schollenhaltige Ganglienzelle.
Fig. 32. Zu Grunde gehende Ganglienzellen.

Fig. 15, 22, 23, 29. Aus dem Spinalganglion einer jungen (4 Tage alten) Katze.

Fig. 15, 22, 23. Ganglienzellen.
Fig. 29. Neurogliakerne.

Fig. 16 und 17. Frosch.

Fig. 16. Sympathicuszelle.

Fig. 17. Junge Ganglienzellform aus dem Spinalganglion.

Fig. 30 u. 31. Lobus electricus von *Torpedo*.

Fig. 31 giebt nur den Nucleolus genauer wieder und vom Kern die Umrisse.

Fig. 3—8, 15, 16—23. Jodgrünfuchsin, Glycerindifferenzirung und Einschluss in Glycerin.

Fig. 9—14 u. 32. Jodgrünfuchsin, Kanadabalsam, Einschluss nach Differenzirung durch absoluten Alkohol.

Fig. 24 u. 25. Pikrokarminfärbung.

Fig. 26—28. HEIDENHAIN'sche Eisenhämatoxylinbeizmethode.

Tafel XXXIV.

Uninucleoläre Ganglienzellen (Fortsetzung), **Entwicklung der Ganglienzellen und feinerer Bau der Nucleolen,** Sublimathärtung, aus Schnittserien.

Fig. 1—6. Jodgrünfuchsinfärbung. Glycerindifferenzirung und Einschluss in Glycerin.

Fig. 7—9. Färbung mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin.

Fig. 10—18. HEIDENHAIN'sche Eisenhämatoxylinbeizmethode.

Fig. 1. *Triton*-Larve, Rückenmark, nur zum Theil ausgeführt.

Fig. 2 u. 3. Froschlarve, Rückenmark, nur zum Theil ausgeführt.

Fig. 4. Froschlarve, Spinalganglion, nur zum Theil wiedergegeben.

Fig. 5—9. Frosch, erwachsen. Spinalganglienzellen.

In Fig. 6, 8, 9 sind nur die Nucleolen genau wiedergegeben, in Fig. 8 und 9 mit den Umrissen des Kerns.

Fig. 10—18. Frosch, Sympathicus.

Fig. 14—18 geben nur die Kerne wieder.

Tafel XXXV.

Multinucleoläre Eier (Amphibien), **Froschei.** Sublimat, DELAFIELD'sche Hämatoxylinfärbung.

Fig. 1—11. Erwachsenes dotterhaltiges Ei.

Fig. 1 *B*. Theil eines Kerns.

Fig. 1 *A* der ganze zu Fig. 1 *B* gehörige Kern; der innerhalb der punktirten Linie befindliche Theil entspricht der Fig. 1 *B*.

Fig. 2—10. Kernpartien.

Fig. 2—4, 11. In Auflösung begriffene Nucleolen.

Fig. 12. Etwas schematisirte Darstellung der Auflösung der Nucleolen in Nucleinkörper.

Fig. 13 u. 14. Mittelgroßes dotterloses Ei.

Fig. 13, Kern vollständig.

Fig. 14, Auflösungsfigur eines Nucleolus.

Tafel XXXVI.

Multinucleoläre Eier (Amphibien), Fortsetzung. **Froschei.** Sublimat, Jodgrünfuchsin, Kanadabalsameinschluss nach Differenzirung durch absoluten Alkohol.

Alle Figuren stellen lediglich Kerne oder Kernpartien dar, nur in Fig. 10 und 14 sind die Umrisse des zugehörigen Eies angegeben.

In Fig. 11, 12, 13, 15, 21 sind die Kerne umrissen, aber nur theilweise ausgeführt.

Fig. 17—19 und 22 stellen kleine Stücke des Kerns, meist nur Auflösungsfiguren von Nucleolen dar.

Fig. 1—7. Allerjüngste Eistadien, noch grünkernig (Jodgrünfuchsin).

Fig. 8 u. 9. Übergangsformen zwischen den jüngsten grünkernigen (Jodgrünfuchsin) und den älteren violettkernigen (Jodgrünfuchsin) Eiern.

Fig. 10—16, 20 u. 21. Verschiedene Entwicklungsstadien von noch dotterlosen, aber schon violettkernigen (Jodgrünfuchsin) Eiern: je größer die Kerne sind, desto älter waren die zugehörigen Eier.

Fig. 22. Aus einem im Anfang der Dotterbildung stehenden Ei.

Fig. 8—16. Die Nucleolen liegen in hellen Höfen, welche außen von den kleinen Nucleinkörpern begrenzt werden. In Fig. 11, 12 und 15 ist die äußere Begrenzung dieser Höfe meist nur durch eine Linie angedeutet.

Tafel XXXVII.

Multinucleoläre Eier, Fortsetzung.

Fig. 1 u. 2. Dotterhaltiges großes **Froschei**. Sublimat, Jodgrünfuchsin, Einschluss in Kanadabalsam nach Differenzirung durch absoluten Alkohol.

Fig. 1. Kern. Die Nucleolen sind sämmtlich gezeichnet, aber nur zum Theil in den feineren Details ausgeführt, zum anderen Theil lediglich in den Umrissen angegeben. Die kleinen violetten Nucleolen in der Mitte des Kerns (bei *m*) stellen Knospen der großen dunkelrothen Nucleolen dar.

Fig. 2*a*—2*c*. In Auflösung begriffene Nucleolen aus demselben Eikern, dem der Schnitt Fig. 1 entnommen ist.

Fig. 3—13. **Cobitis-Ei.**

Fig. 3—8. Alkoholhärtung, Jodgrünfuchsinfärbung, Glycerineinschluss und Differenzirung durch Glycerin.

Fig. 9*B*. Sublimat, Pikrokarmin.

Fig. 10—13. Chromsäure, Alaunkarmin.

Fig. 3*a*—3*e*. Junge dotterlose Eier von verschiedener Entwicklungsstufe. Fig. 3*a* das jüngste. Aus einem Zupfpräparat.

Fig. 4. Sehr junges Ei (gleich Fig. 3*a*) aus einer Schnittserie.

Fig. 5—8. Kerne, resp. Nucleolen von dotterlosen Eiern etwa gleicher Entwicklungsstufe.

Fig. 6—8 stärker vergrößert.

Fig. 7 und 8 Nucleolen.

Fig. 6 Kern.

Fig. 5 Kern mit den Umrissen des Zellleibes.

Fig. 9*B*. Großes dotterhaltiges Ei. Der Zellleib ist nur theilweise wiedergegeben. Das ganze Ei ist in Fig. 9*A* sehr schwach vergrößert dargestellt. Die entsprechenden Abschnitte beider Figuren zeigen den gleichen Farbenton.

Fig. 10—13. Dotterlose Eier.

Fig. 11—13. Junge Eier von etwa gleicher Entwicklungsstufe.

Fig. 10. Etwas älteres Ei.

Tafel XXXVIII.

Fig. 1—12. *A*, **uninucleoläre** Eier. Fig. 13—21. *B*, **Muskelkerne.** Fig. 22 bis 30. *C*, **Protozoen.** *D*, **multinucleoläre** Drüsen.

Fig. 1—12 Katzeneier. Sublimat.

Fig. 1 und 2. Jodgrünfuchsin, Kanadabalsameinschluss nach Differenzirung durch absoluten Alkohol.

Fig. 3—12. Färbung durch DELAFIELD'sches Hämatoxylin.

Fig. 1. Etwas älteres Ei aus einem mehrschichtigen Follikel, mehrere Follikelepithelkerne sind gezeichnet.

Fig. 2. Junges Ei aus einem primären Follikel.

Fig. 3—12. Eikerne.

In Fig. 9—11 sind die Umrisse des zugehörigen Eies angegeben.

Fig. 3 und 4, ältere Eier aus GRAFF'schen Follikeln.

Fig. 5—8, etwas jüngere Eier.

Fig. 8, Nucleolus.

Fig. 9—12, ganz junge Eier aus primären Follikeln.

Fig. 12, allerjüngster Eikern.

Fig. 13—21. Muskelzellkerne von *Ascaris.* Osmiumsäure-Pikrokarmin.

Fig. 22—30. Protozoen. Sublimat, Jodgrünfuchsin.

Fig. 25. Kanadabalsameinschluss nach Differenzirung durch absoluten Alkohol, alle übrigen Figuren Einschluss in Glycerin und Differenzirung durch Glycerin.

Fig. 22—26. Infusorien.

Fig. 22. *Paramaecium.*

Fig. 23. Verschiedene Nucleolen von *Paramaecium.*

Fig. 24. Infusor?

Fig. 25. *Stentor*-Kern.

Fig. 26. *Stylonychia*-Kern mit einem Theil des Zellleibes.

Fig. 27—30. Kerne von frei lebenden Actinosphärien nebst Theilen des umhüllenden Protoplasmaleibes.

Fig. 31 *A* u. 31 *B.* Kern des Seitengefäßes von *Ascaris.* Sublimat, Hämatoxylin.

Fig. 31 *A.* Schwächer vergrößert.

Fig. 31 *B.* Kleiner Theil des Kerns.

Fig. 32—35. Beindrüsenkerne von *Phronima.* Alkoholhärtung.

Fig. 32—34. Karminfärbung.

Fig. 35. Jodgrünfuchsin, Kanadabalsameinschluss nach Differenzirung durch absoluten Alkohol.

Tafel XXXIX.

Multinucleoläre und **uninucleoläre** Drüsen.

Fig. 1—9. **Multinucleoläre Drüsenkerne.**

Fig. 10—25. **Uninucleoläre Drüsenkerne.**

Fig. 1—9. Spinndrüsen der Raupen von *Saturnia Pernyi* von drei verschiedenen Entwicklungsstadien der Raupen. Sublimat, Jodgrünfuchsinfärbung.

Fig. 1, 3, 4. Glycerindifferenzirung und Einschluss in Glycerin.

Fig. 2, 5—9. Differenzirung durch absoluten Alkohol, Einschluss in Kanadabalsam.

Fig. 1, 2, 5, 9. Kerne der ältesten Raupen.

Fig. 3, 4, 7, 8. Kerne etwas jüngerer Raupen.
Fig. 6. Kern einer noch jüngeren Raupe.
Fig. 1. Theil eines Kerns und des begrenzenden Protoplasmaleibes.
Fig. 3 u. 4. Kern nebst einem Theil des einhüllenden Zellleibes.
Fig. 3. Schwach vergrößert.
Fig. 2, 5—9. Kerne.
Fig. 5. Aus einem sehr dünnen Schnitt und nach starker Alkoholdifferenzirung.

Fig. 10—24. Kerne der MALPIGHI'schen Gefäße von *Blatta*. Jodgrünfuchsin.
Fig. 25. Darmepithelkerne von *Blatta*. Jodgrünfuchsin.
Fig. 10—21 u. 25. Differenzirung durch absoluten Alkohol und Einschluss in Kanadabalsam.
Fig. 22—24. Differenzirung durch Glycerin und Einschluss in Glycerin.

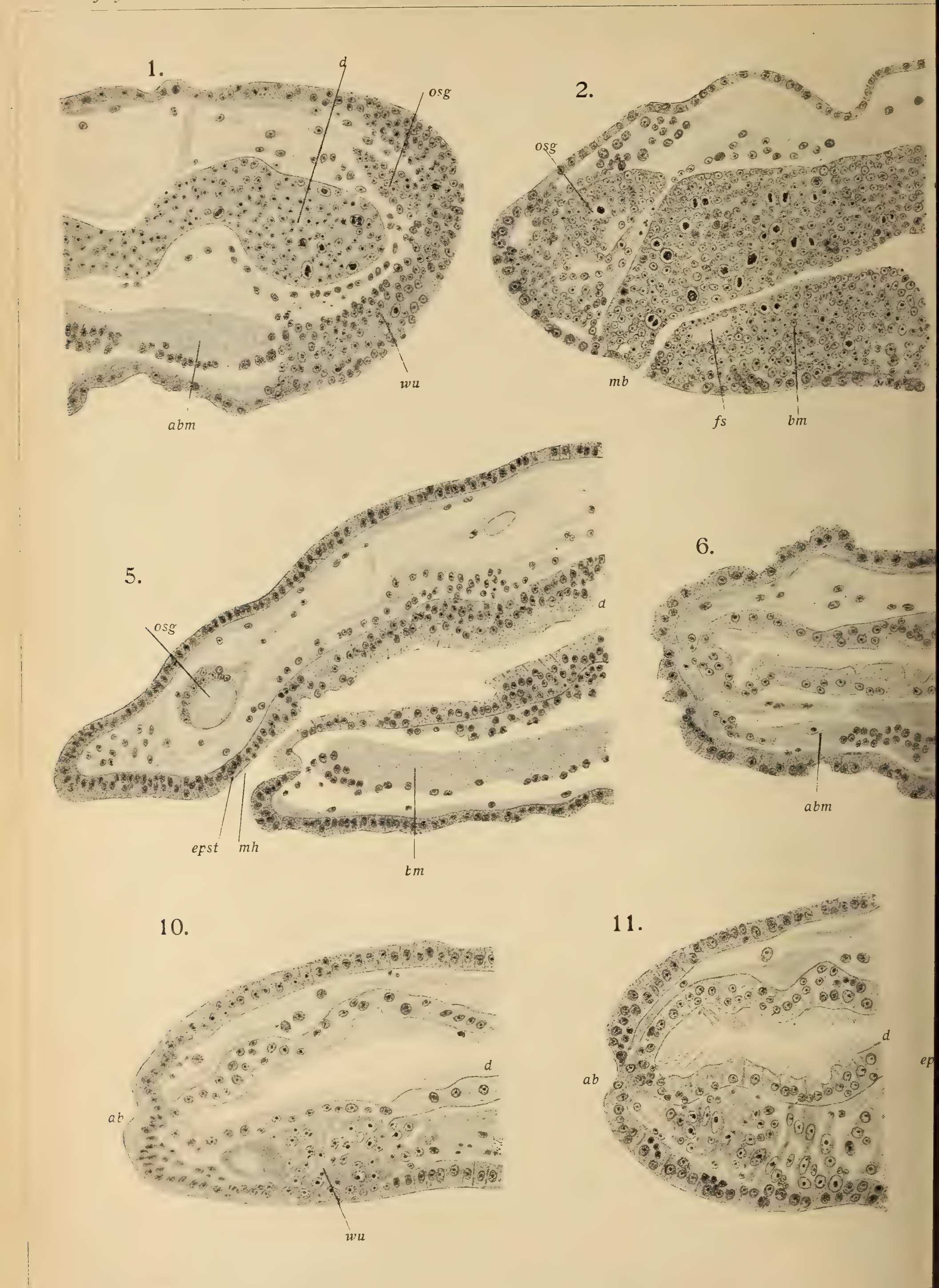
Tafel XL.

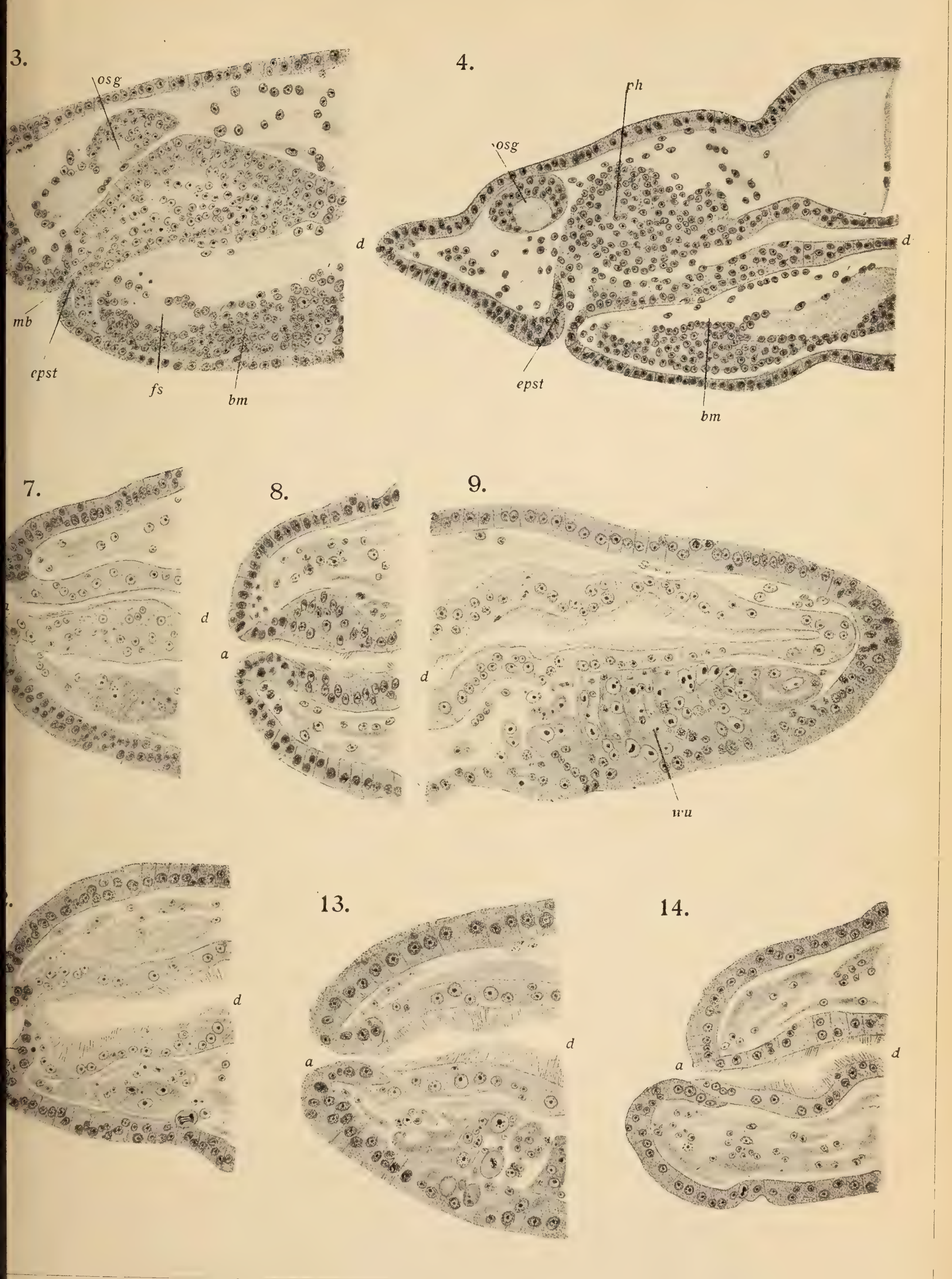
Auswanderung von Nucleolen aus dem Zellleib und von ihnen ausgehende Neuzellbildung. Multinucleoläre Ganglienzellen (von Gastropoden).

Fig. 1—3. *Doris*. Sublimat, MAYER'sches Karmin, Photographien, schwächer vergrößert.

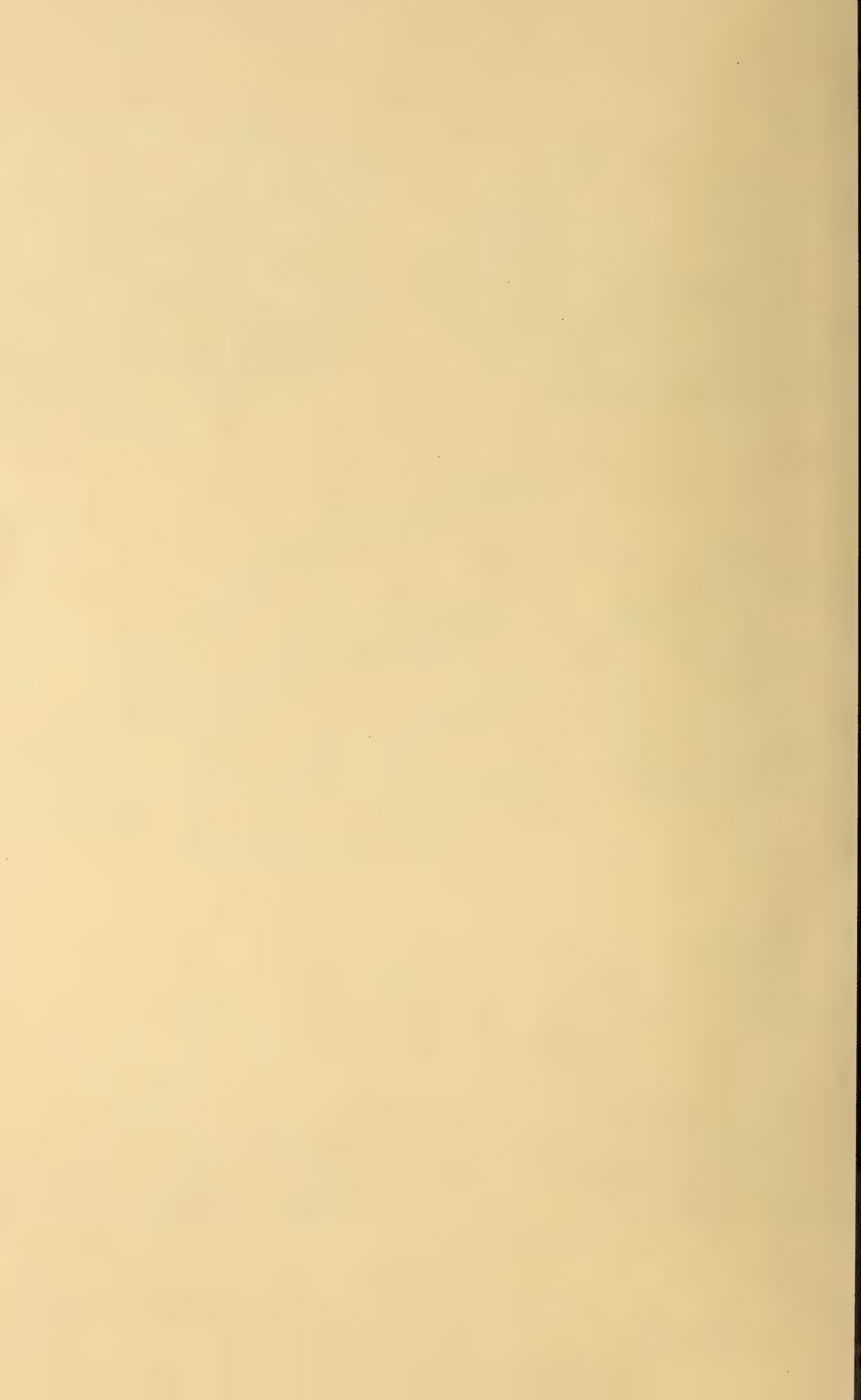
Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

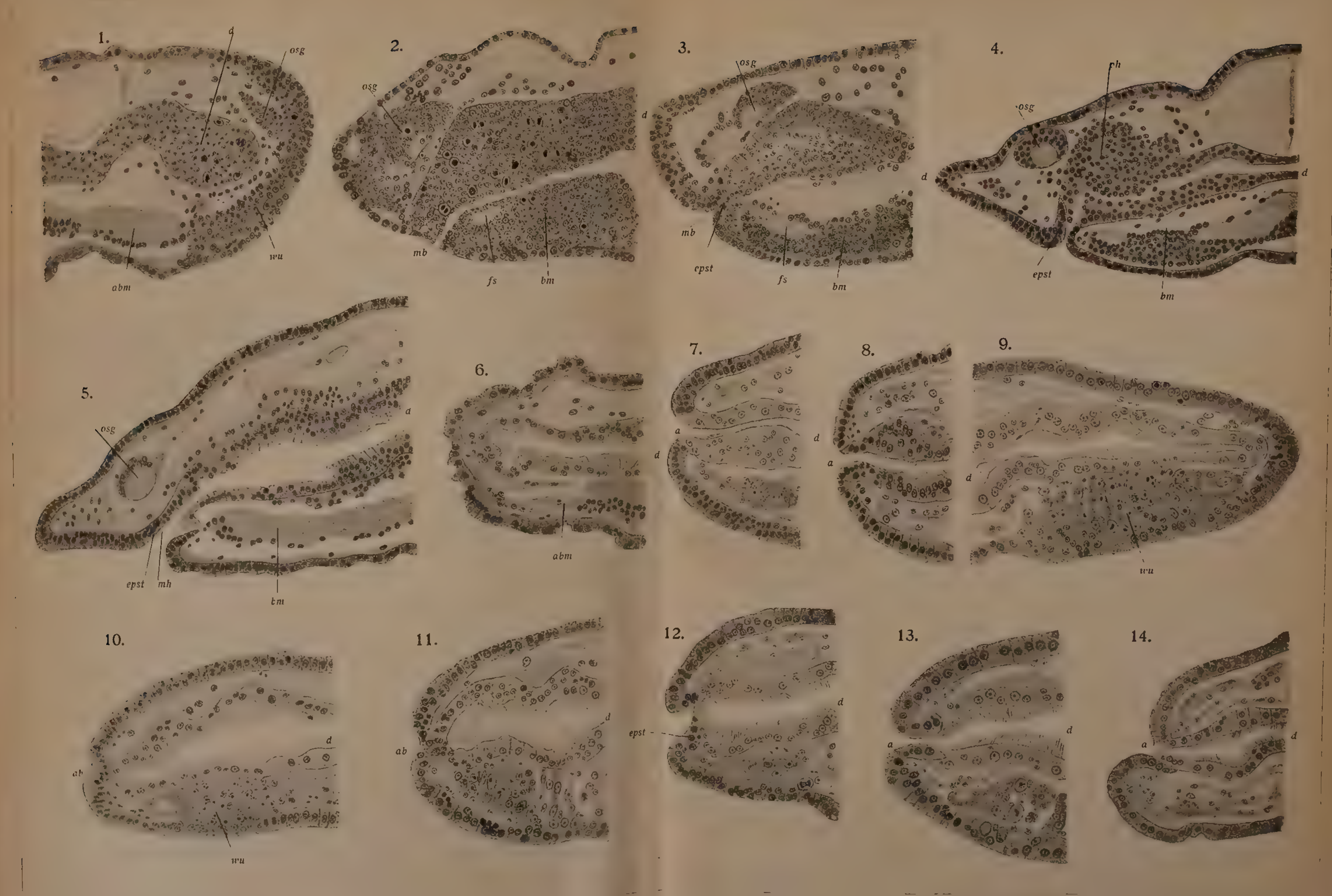



1.
d
osg
wu
abm
2.
osg
mb
fs
bm
5.
osg
d
epst
mh
tm
6.
abm
10.
d
ab
wu
11.
d
ab



lmann in Leipzig.
Clichés u. Druck v. Alphons Bruckmann in München.





M. Abel gez. Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig. Clichés u. Druck v. Alphons Bruckmann in München.



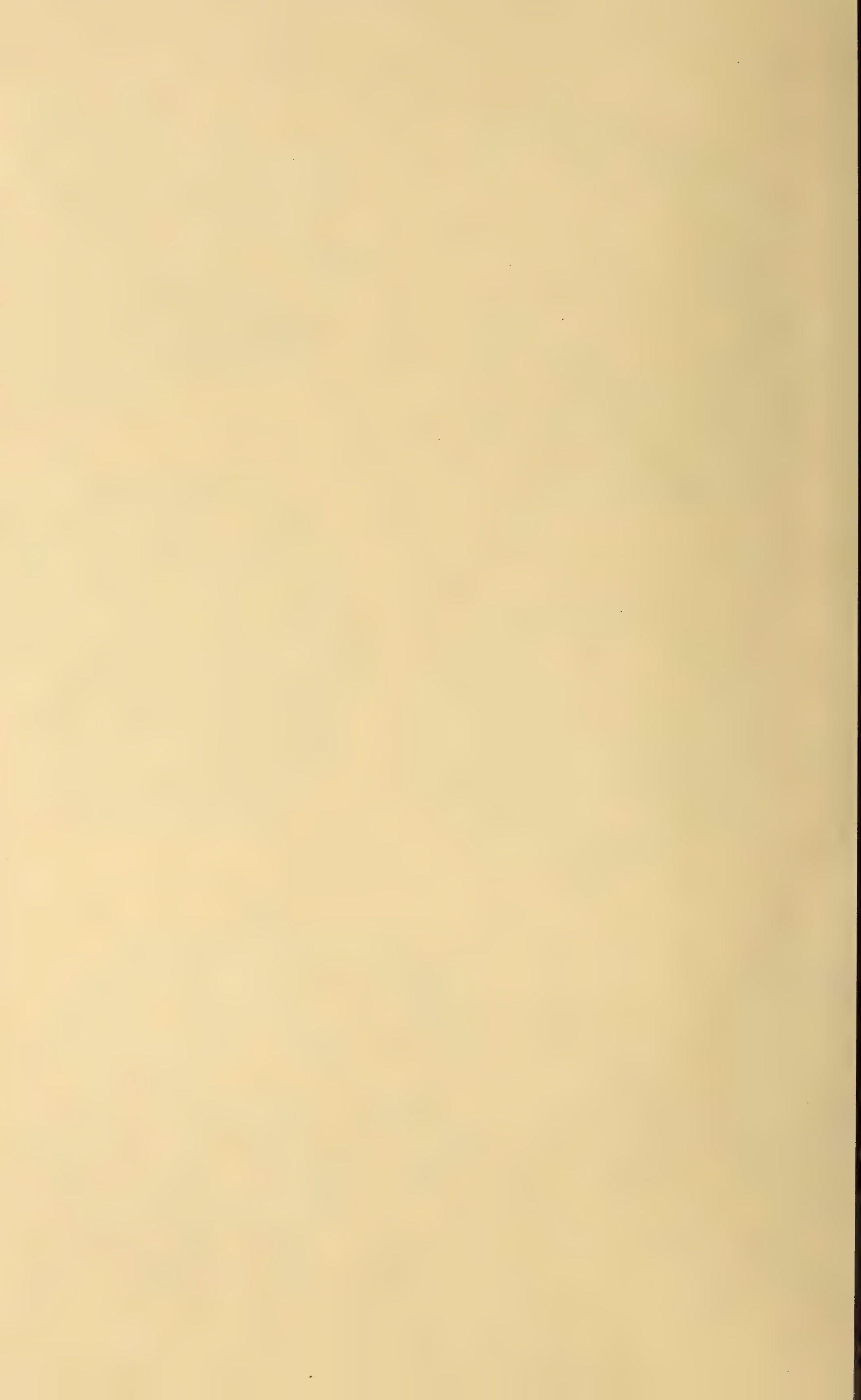



15.
d
a
abm
16.
d
bm
19.
bls
rgz
bls
wu
20.
rgz
wu
23.
rm
lm
bm
24.
bm



mann in Leipzig.

Clichés u. Druck v. Alphons Bruckmann in München.

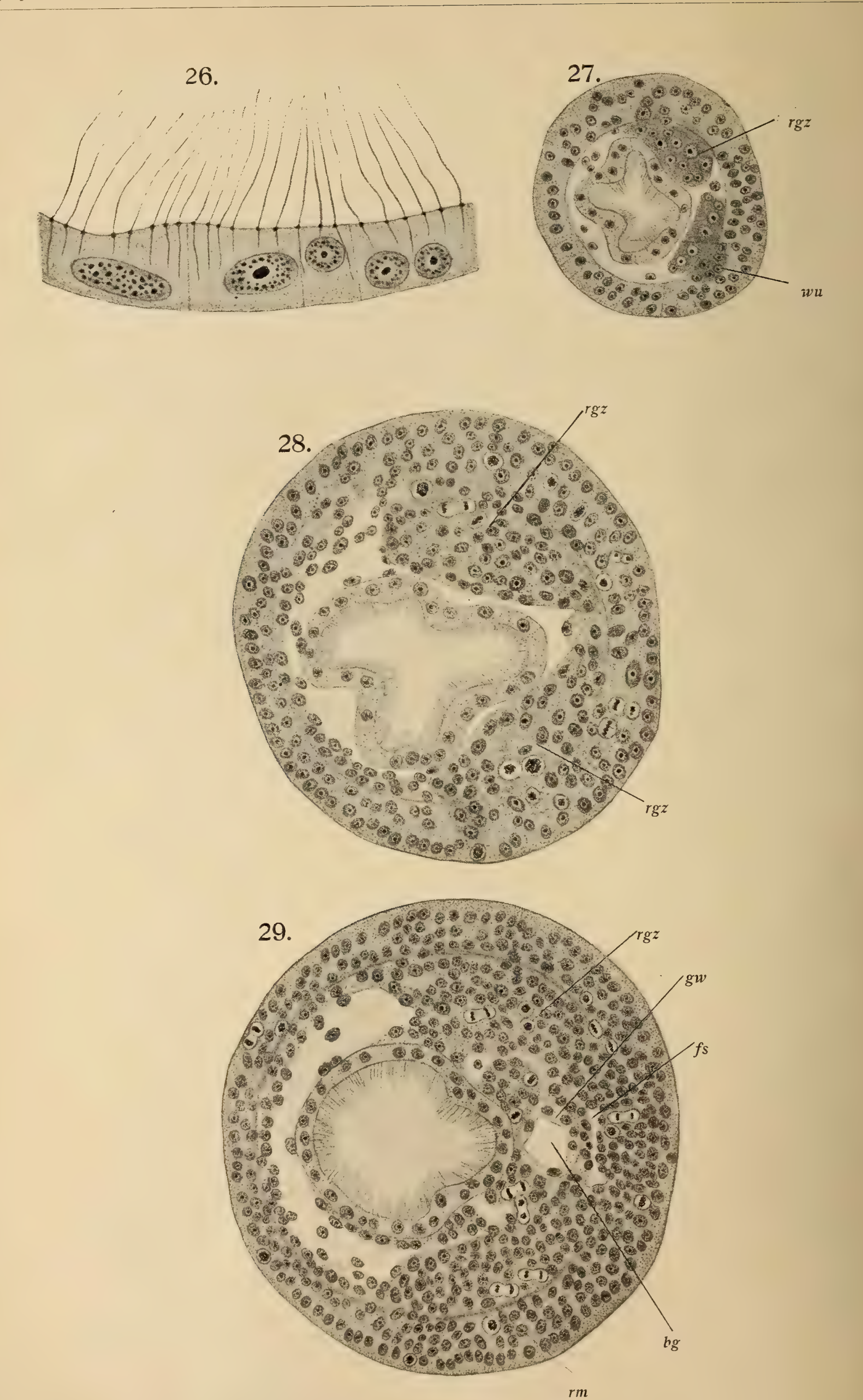


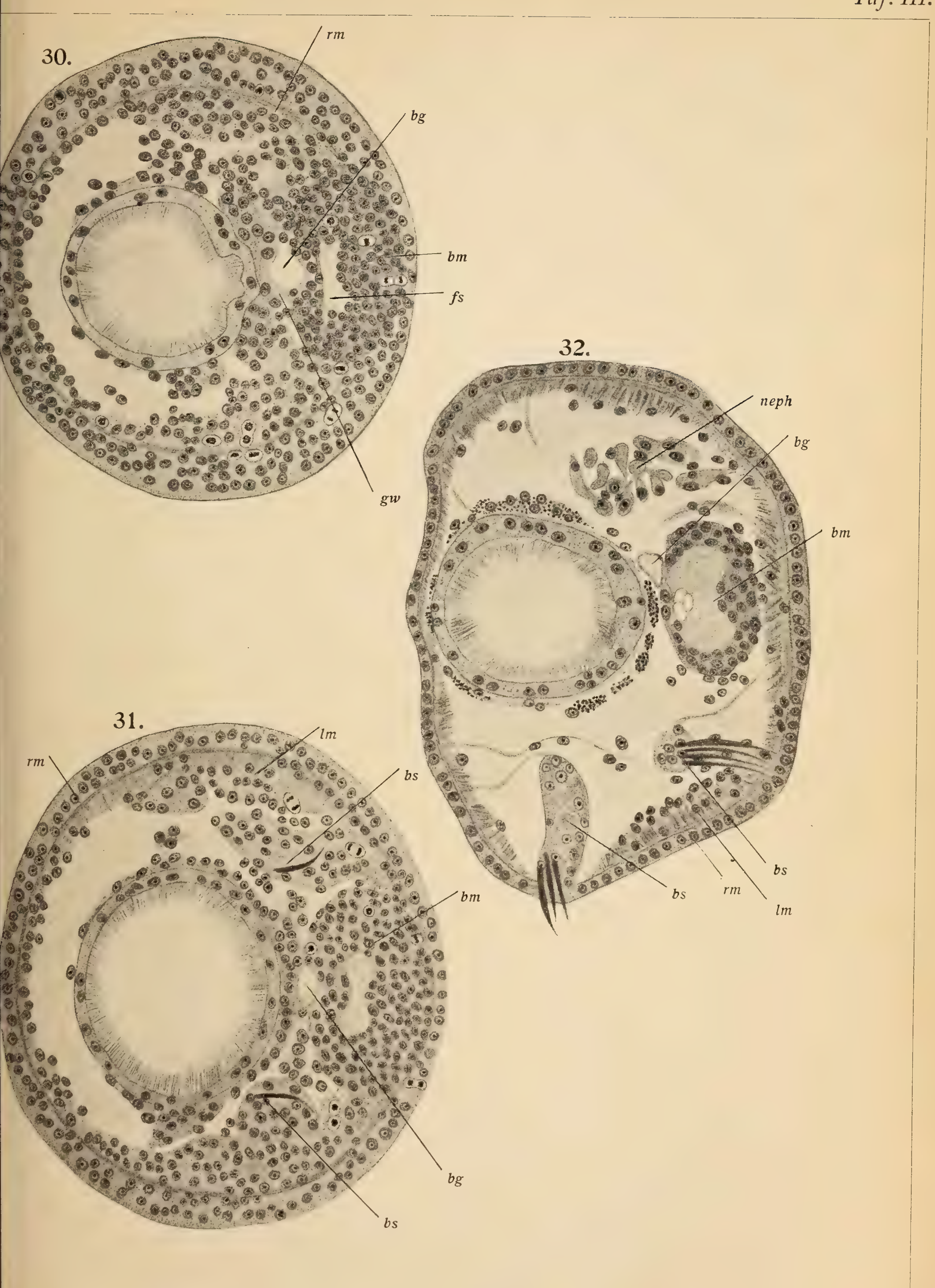


M. Abel gez.
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.
Cliches u. Druck v. Alphons Bruckmann in München.





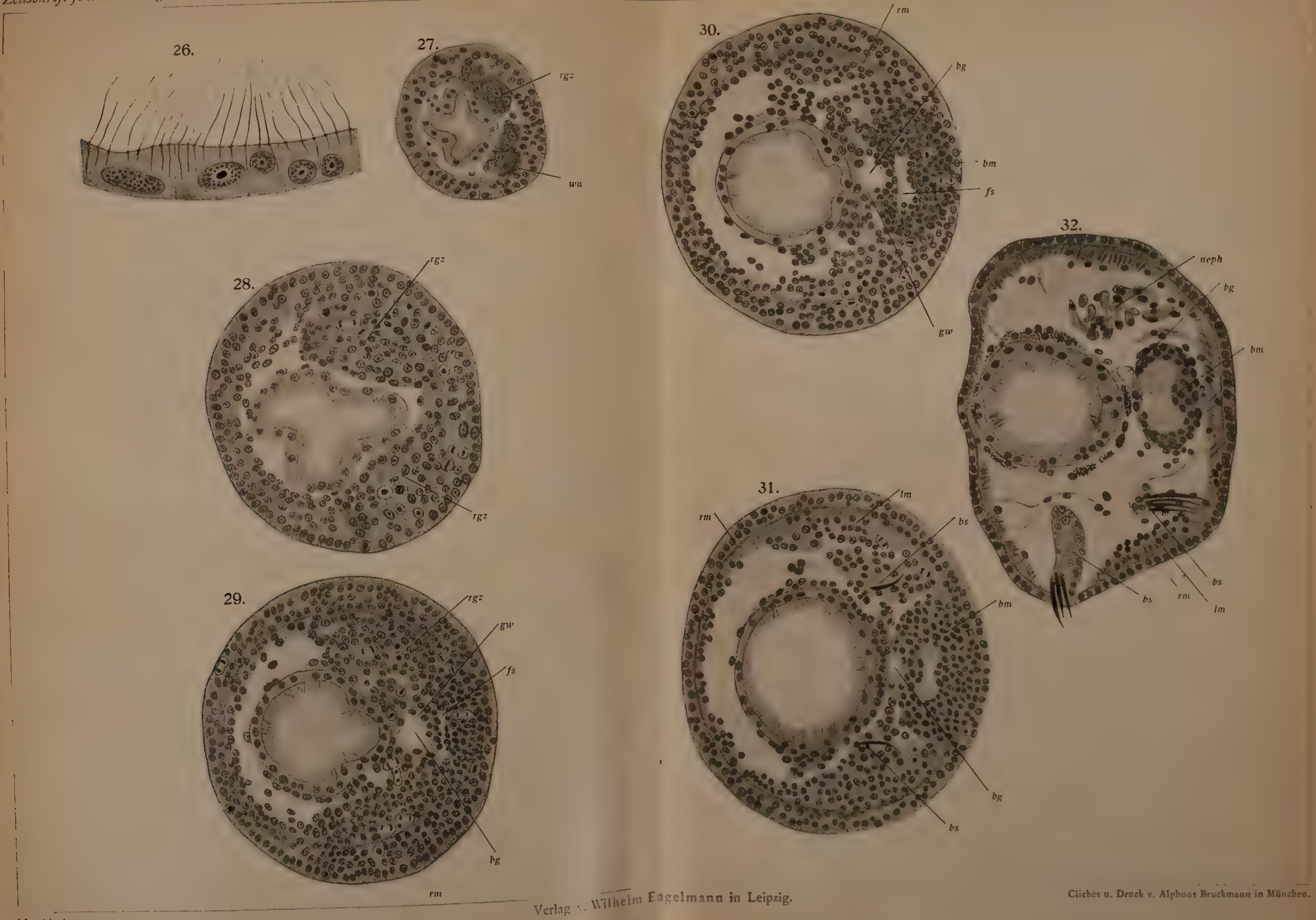

26.
27.
rgz
wu
28.
rgz
rgz
29.
rgz
gw
fs
bg
rm



mann in Leipzig.

Clichés u. Druck v. Alphons Bruckmann in München.





M. Abel gez.

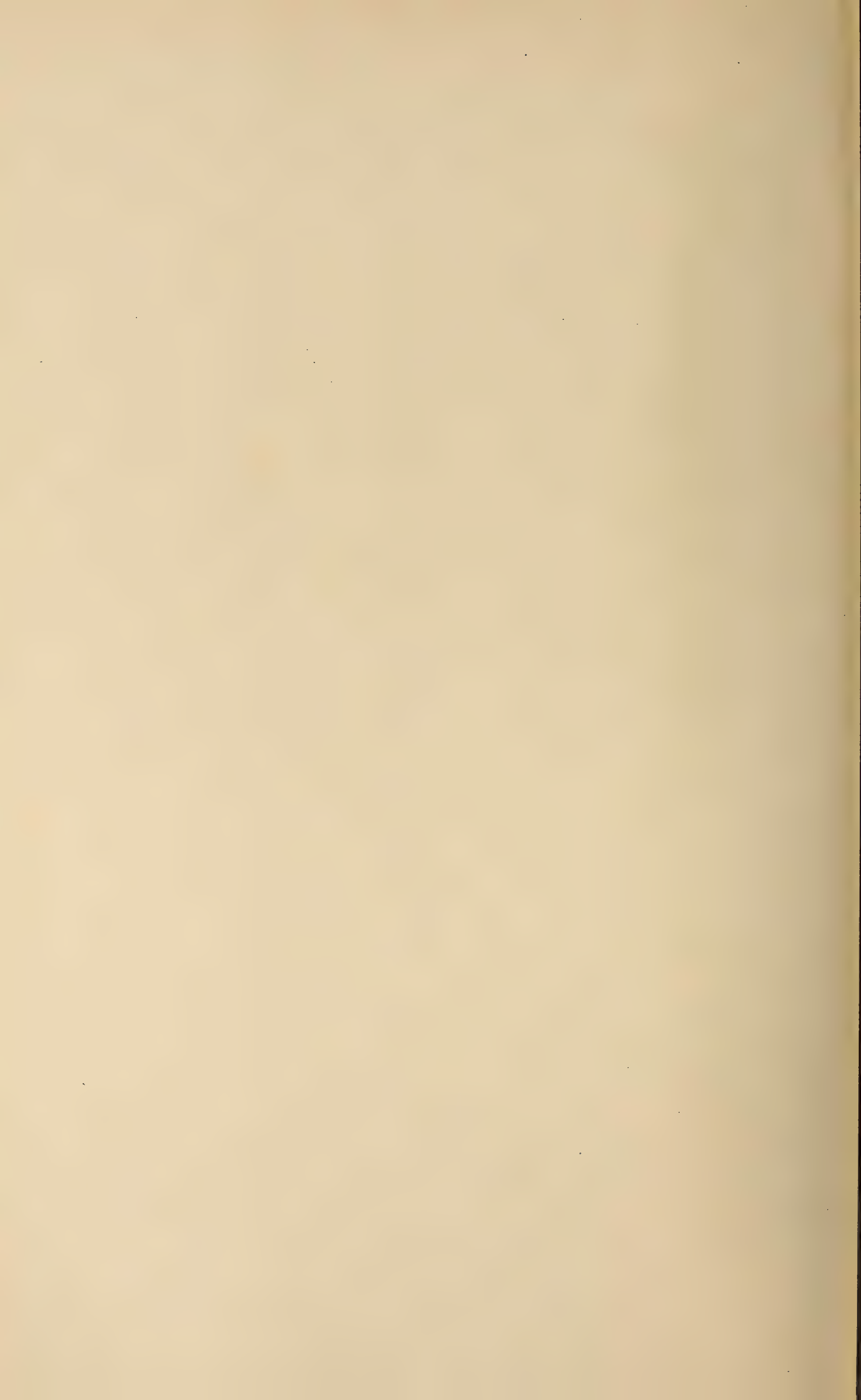
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Clichés u. Druck v. Alphons Bruckmann in München.

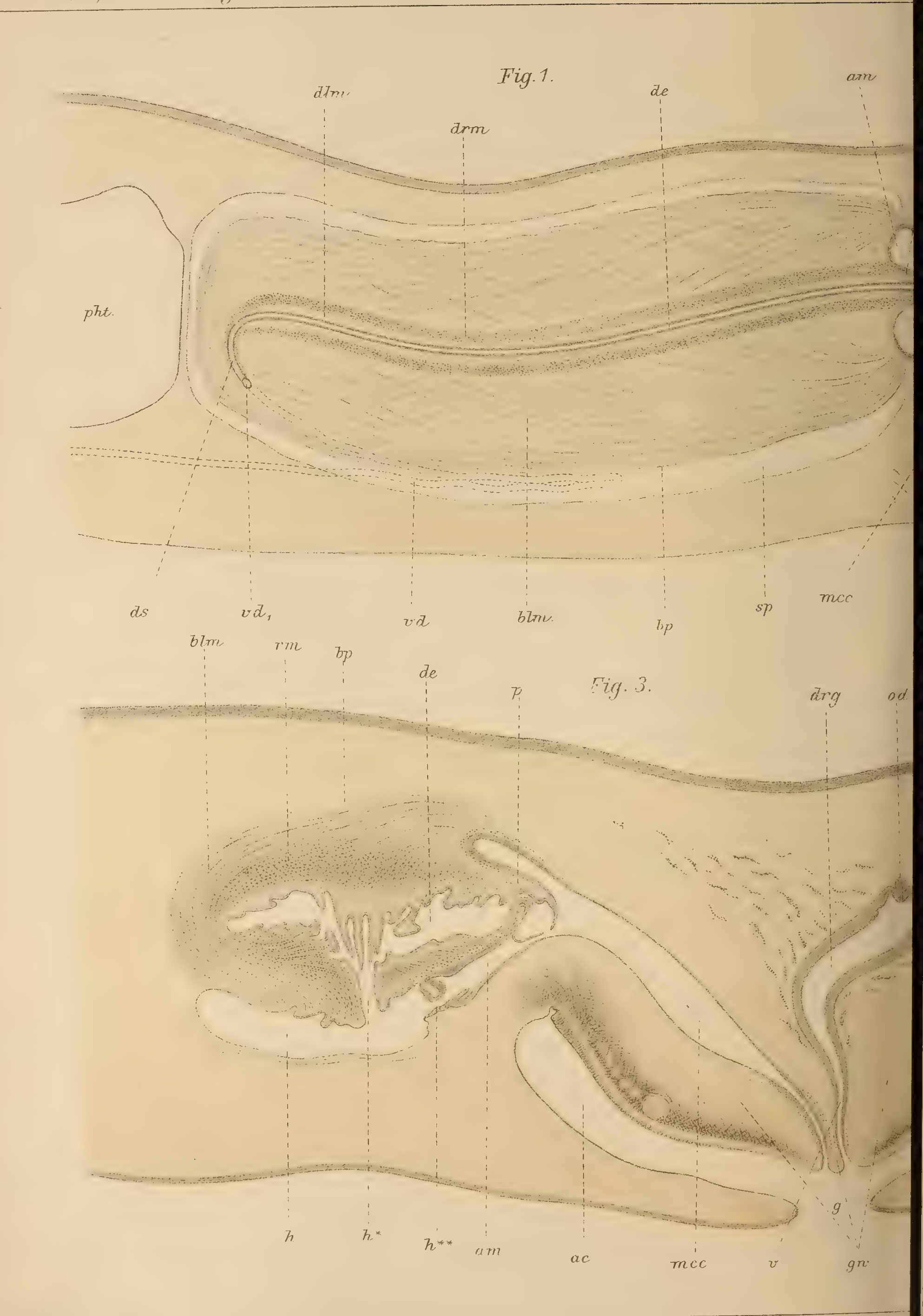




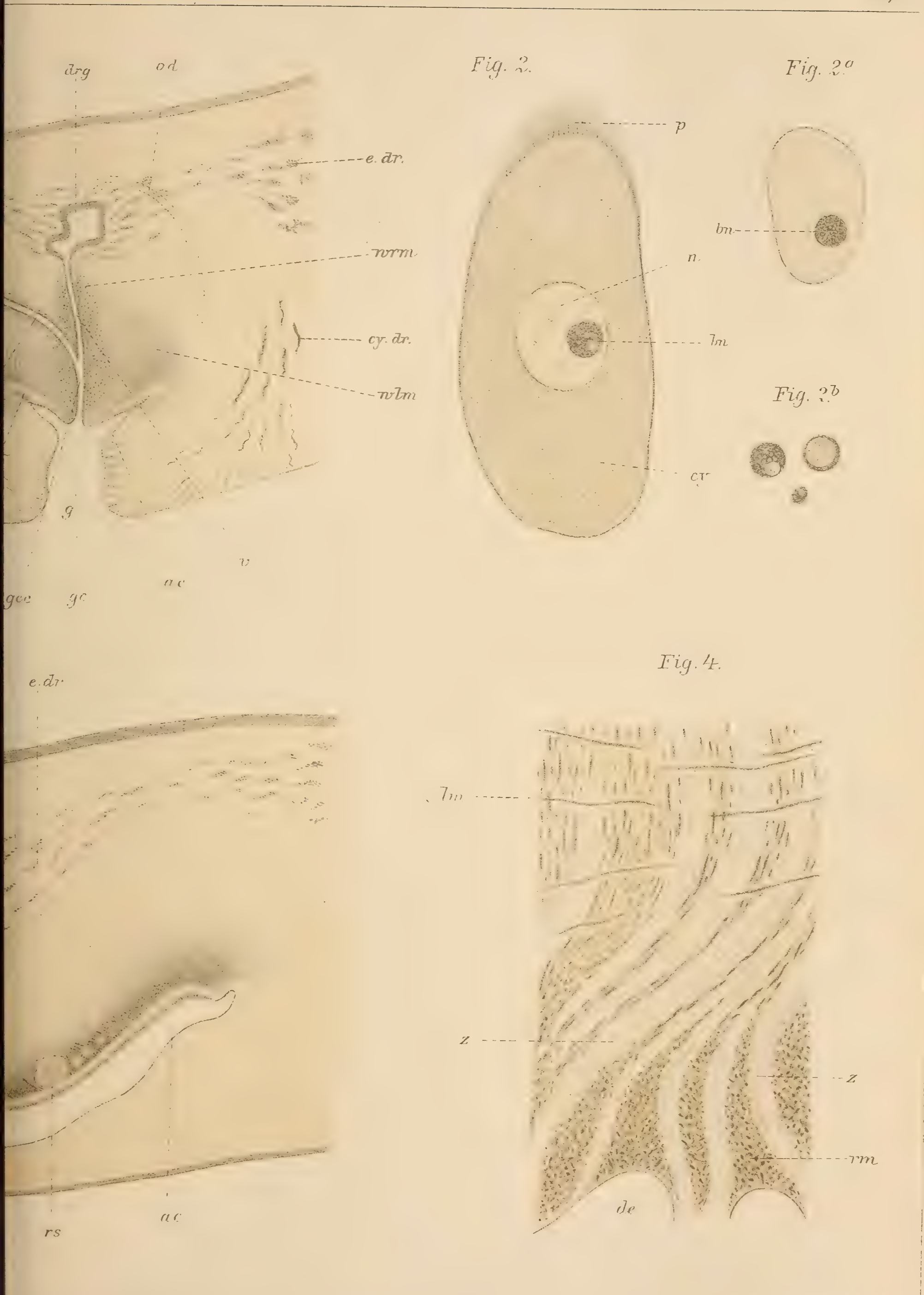
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

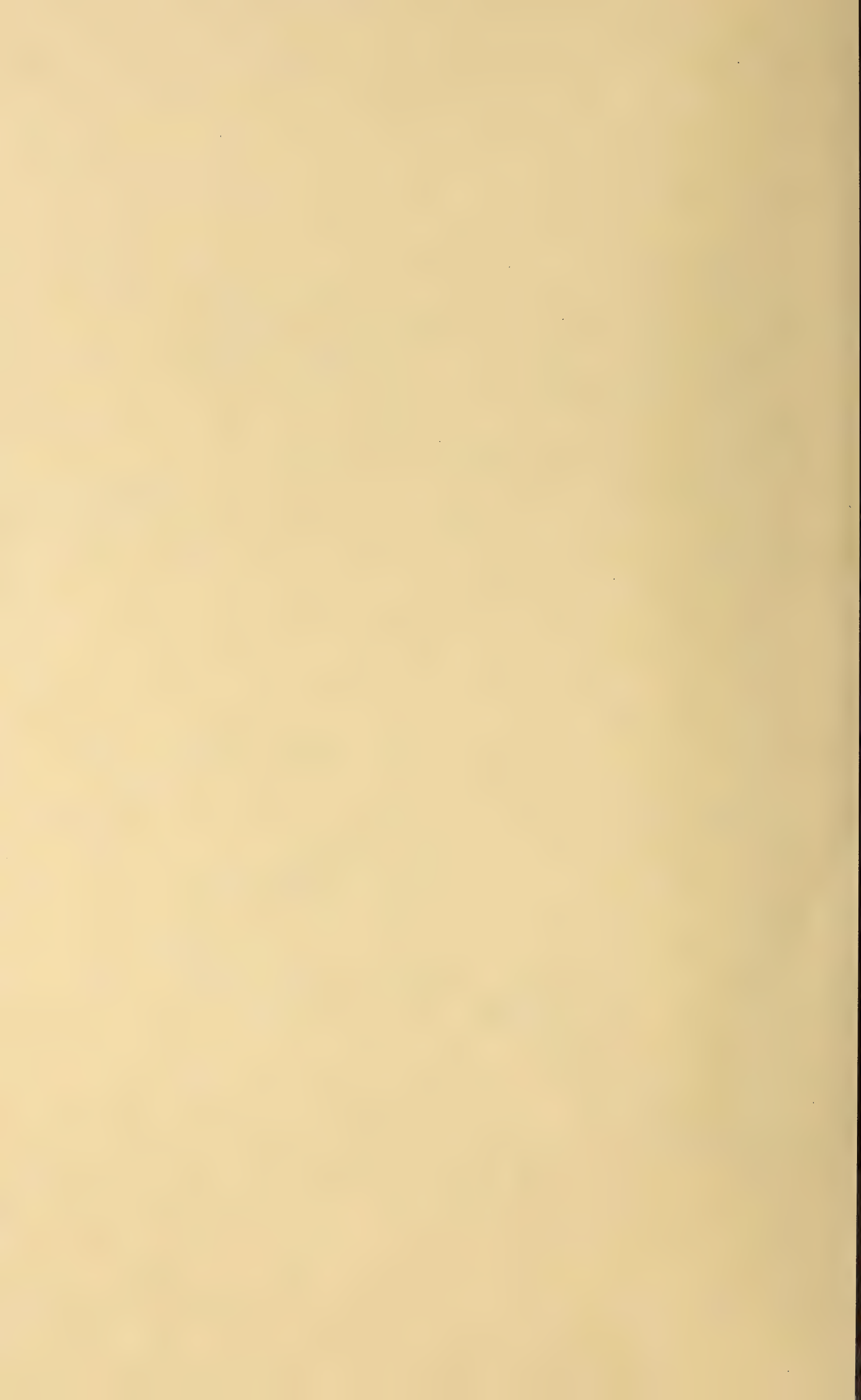


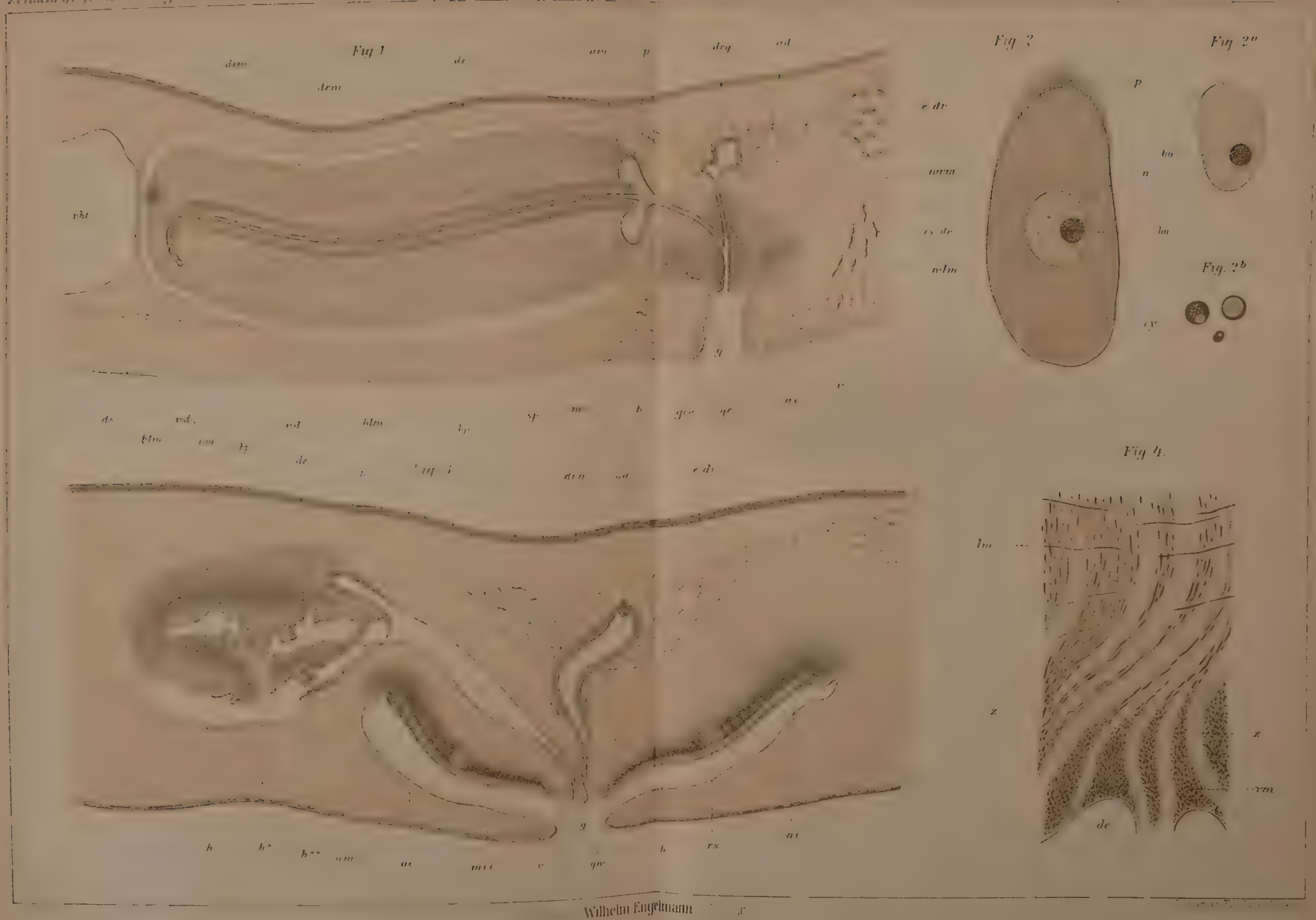




Verlag v. Wilhelm


Fig. 2.
Fig. 2a
Fig. 2b
Fig. 4.
drg
od
e. dr.
wrm
cy. dr.
wlm
g
v
ac
gc
p
n.
lm
bn
cr
e. dr
lm
z
z
rm
de
rs
ac

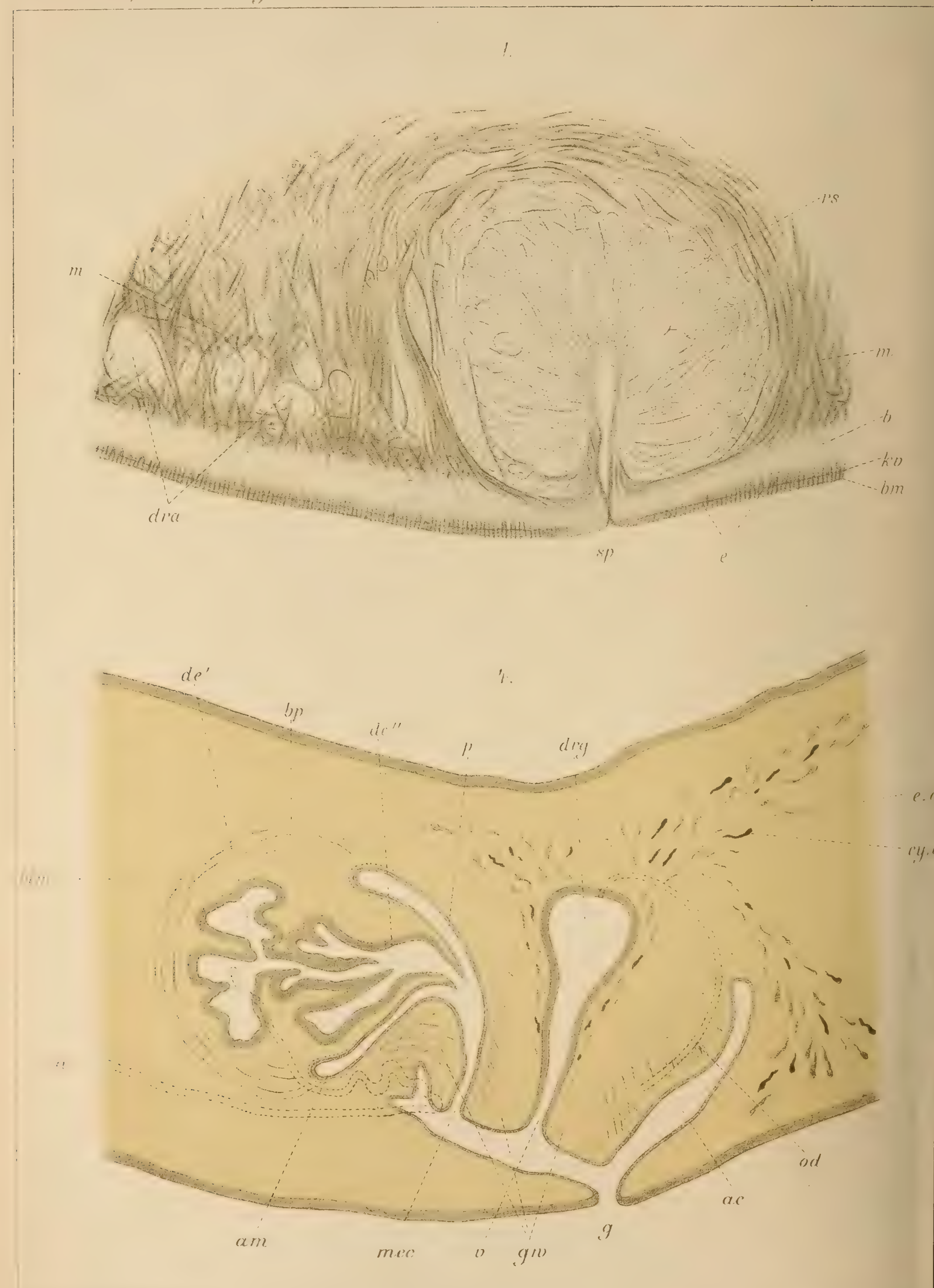


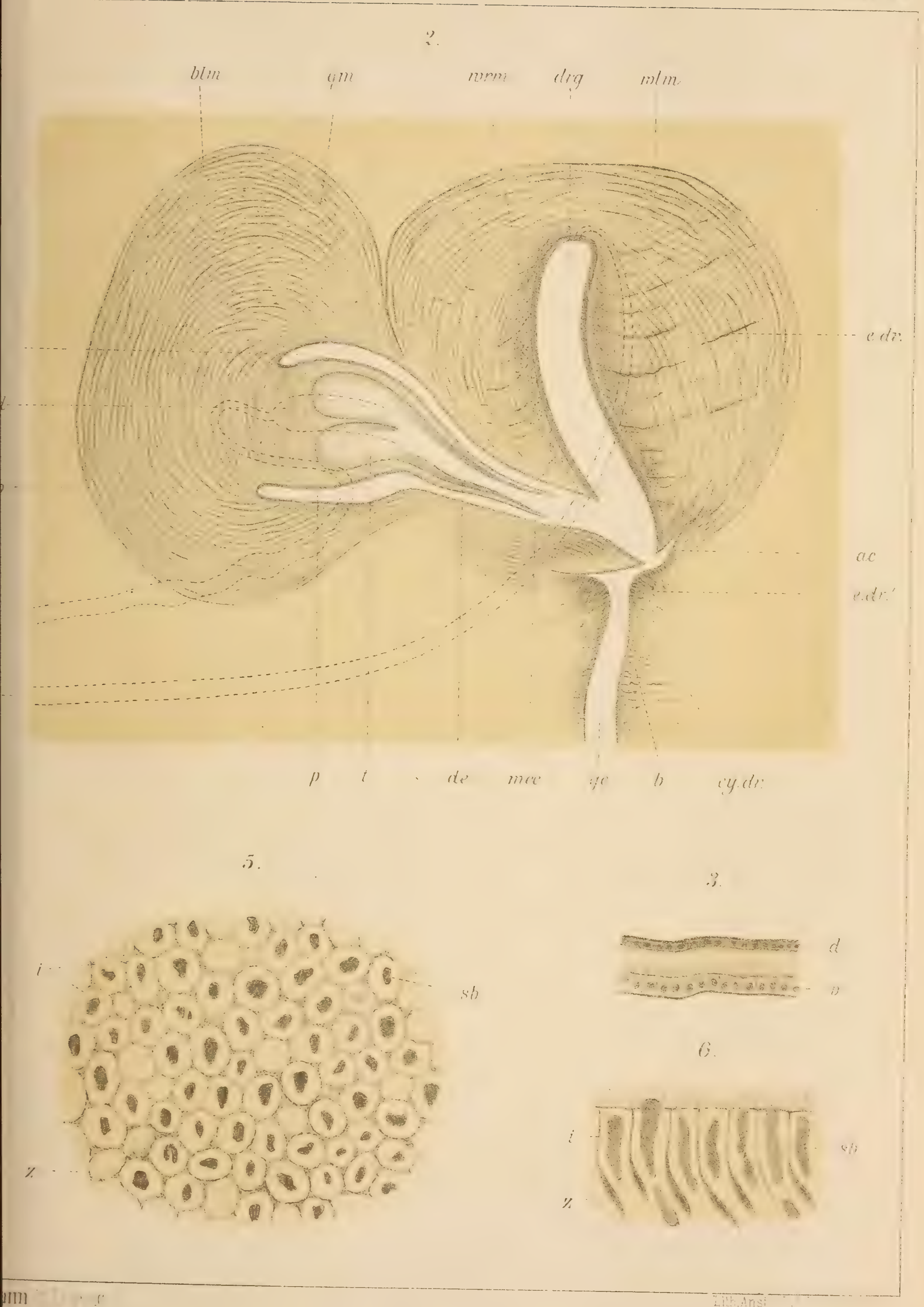


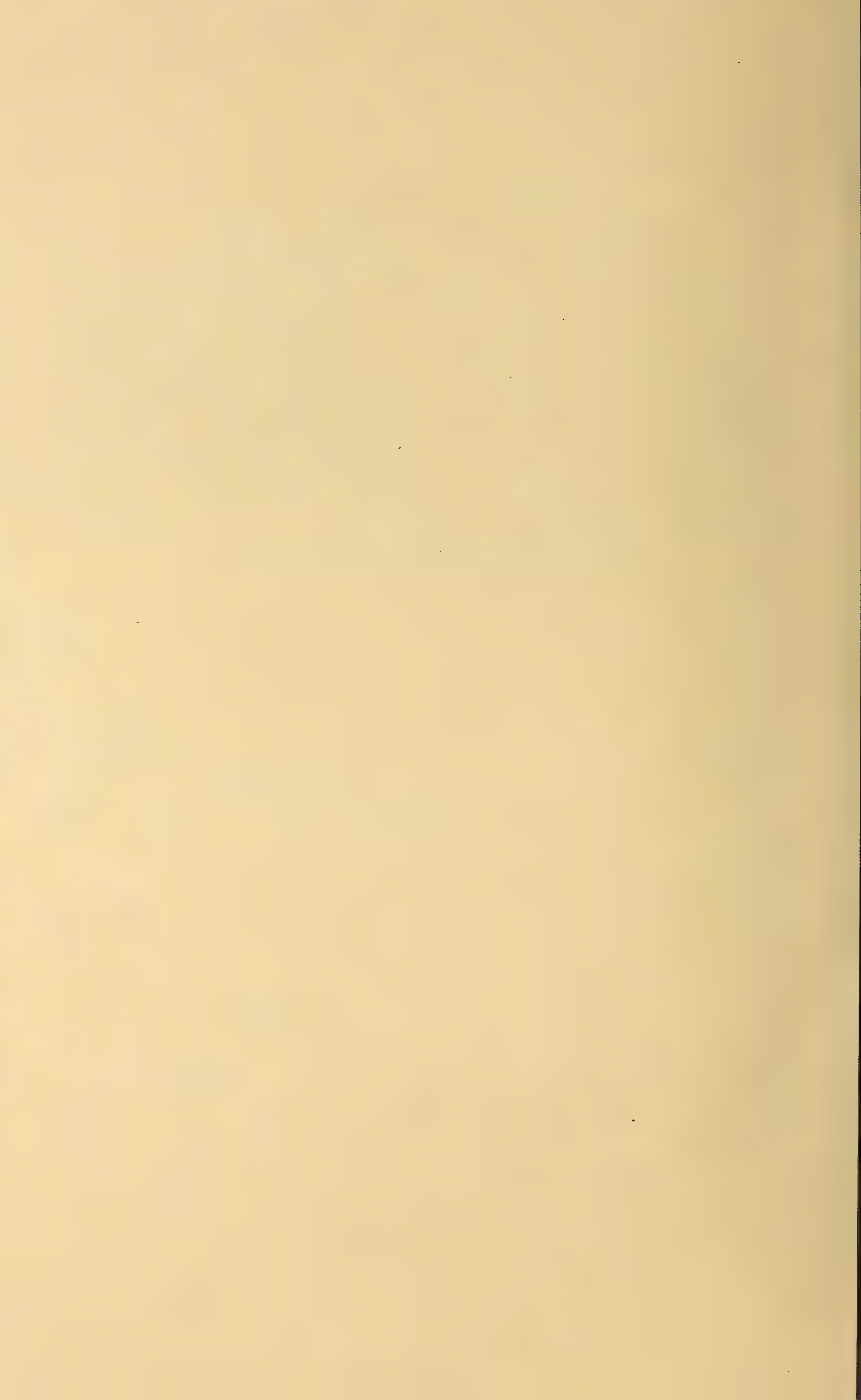
Wilhelm Engelmann

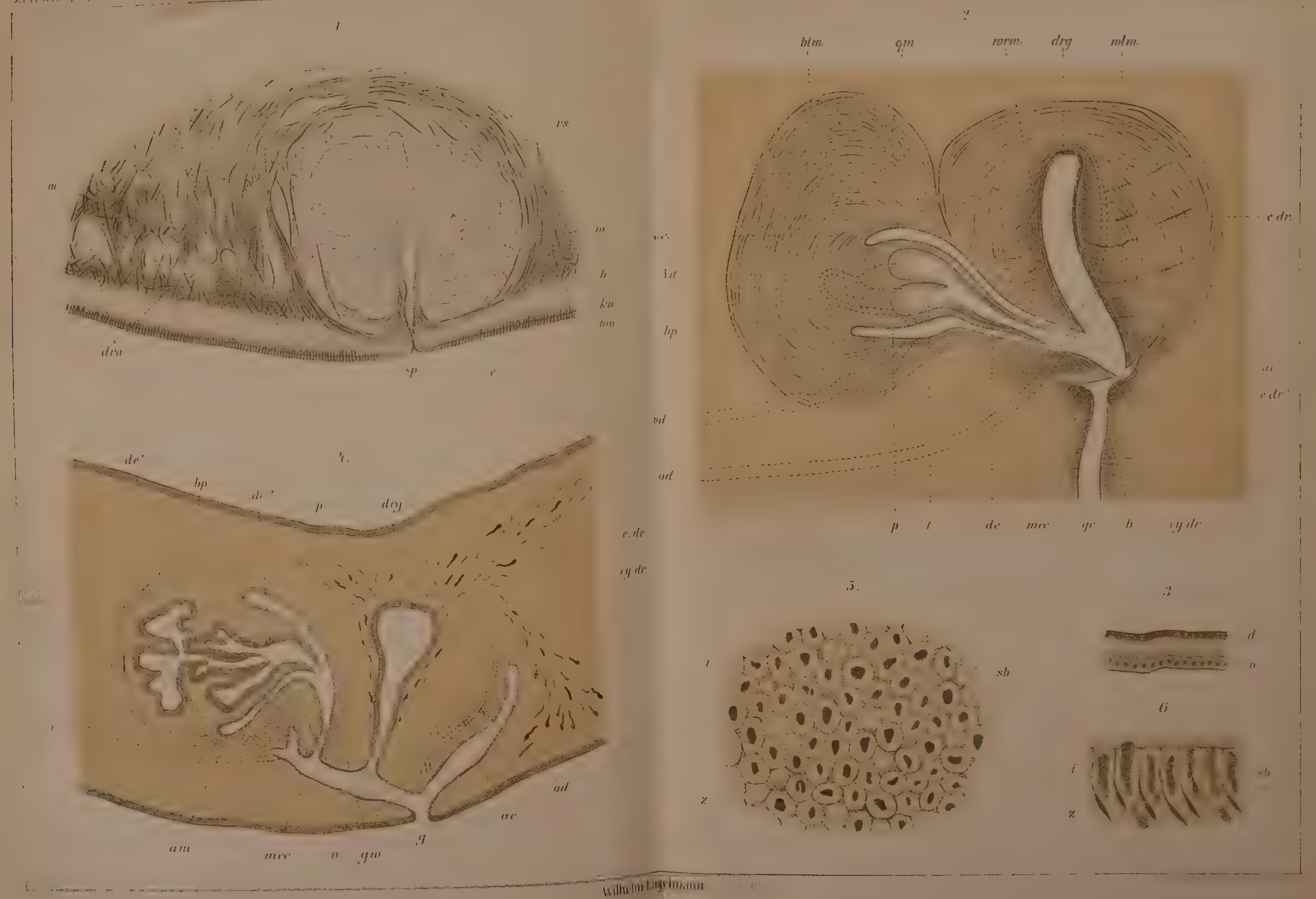





1.
rs
m
m.
b
kv
bm
dra
sp
e
de'
bp
de''
p
drg
e.
cy.
am
mec
v
gw
g
ac
od


2.
blm
qm
nrm
drg
mlm
e.dr.
ac
e.dr.'
p
t
de
mee
b
cy.dr.
5.
i
sb
z
3.
d
6.
i
sb
z





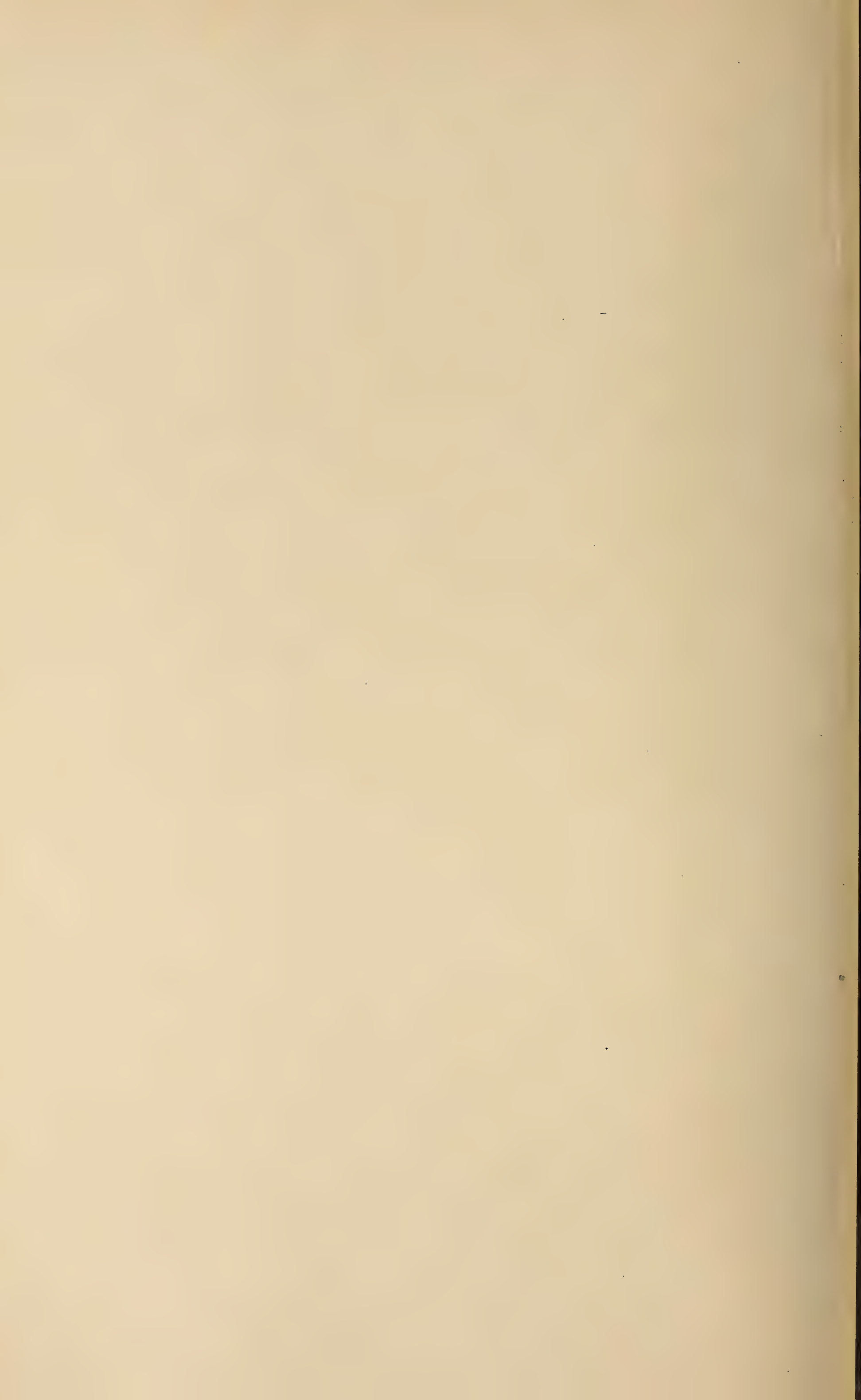
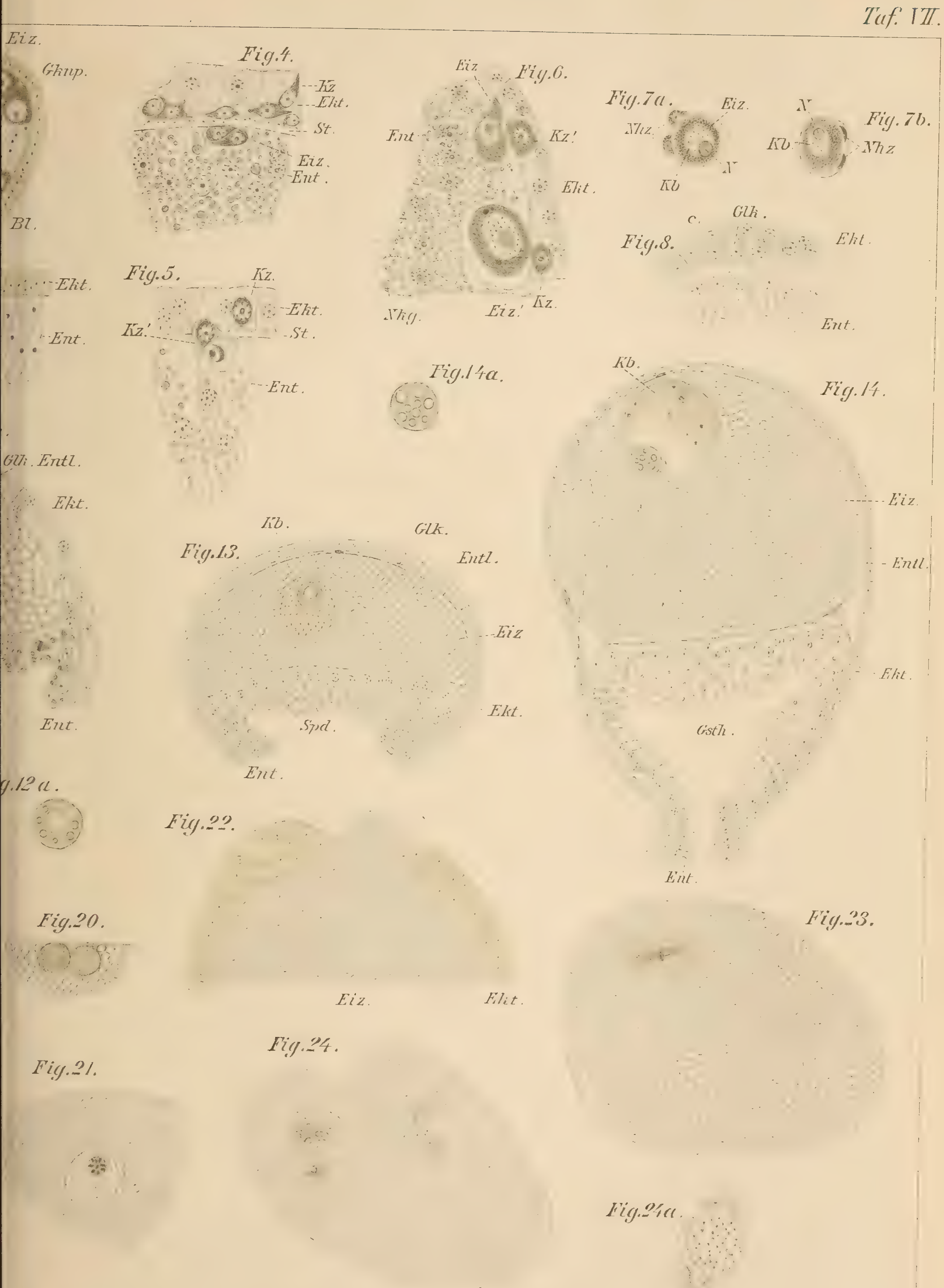
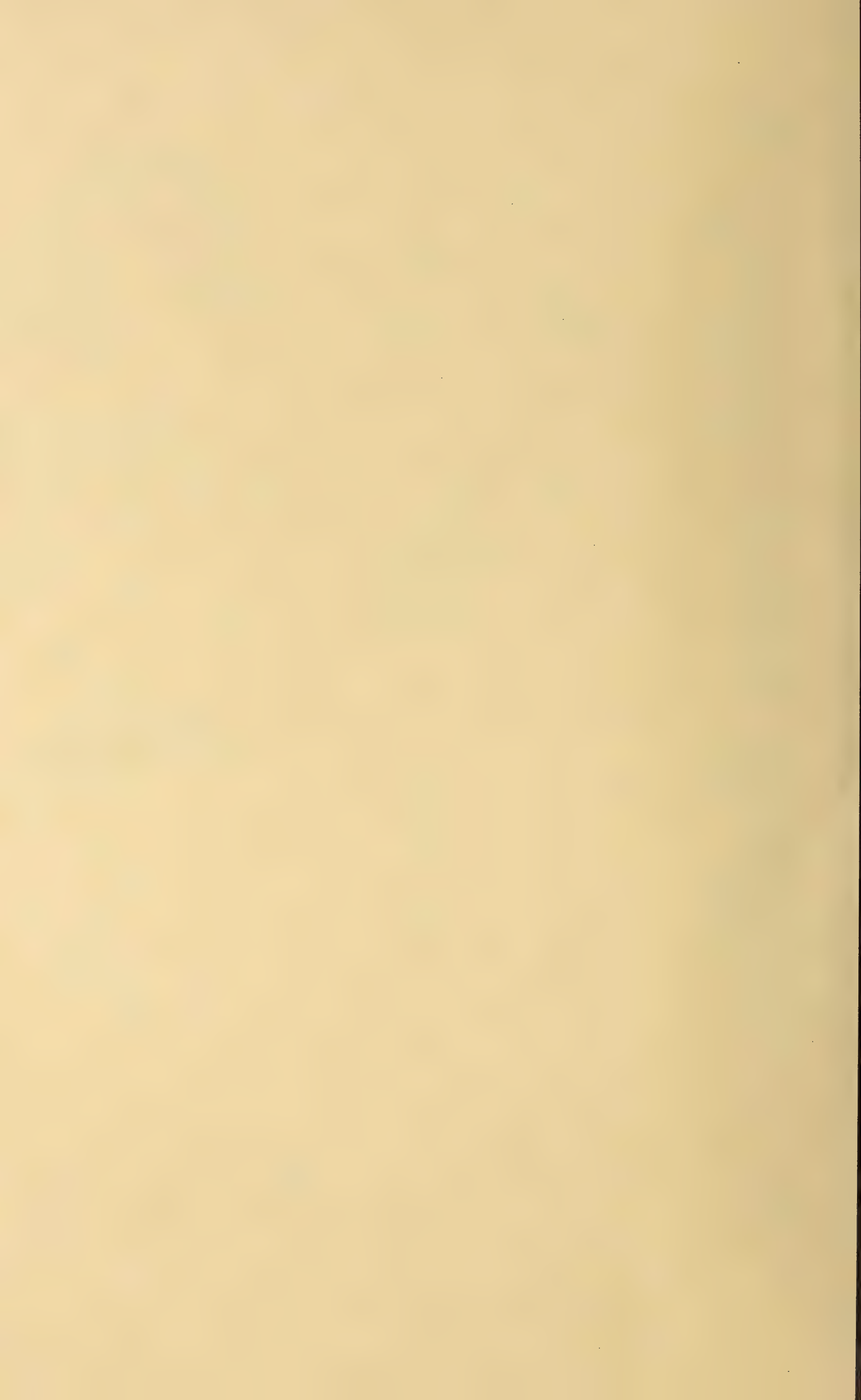


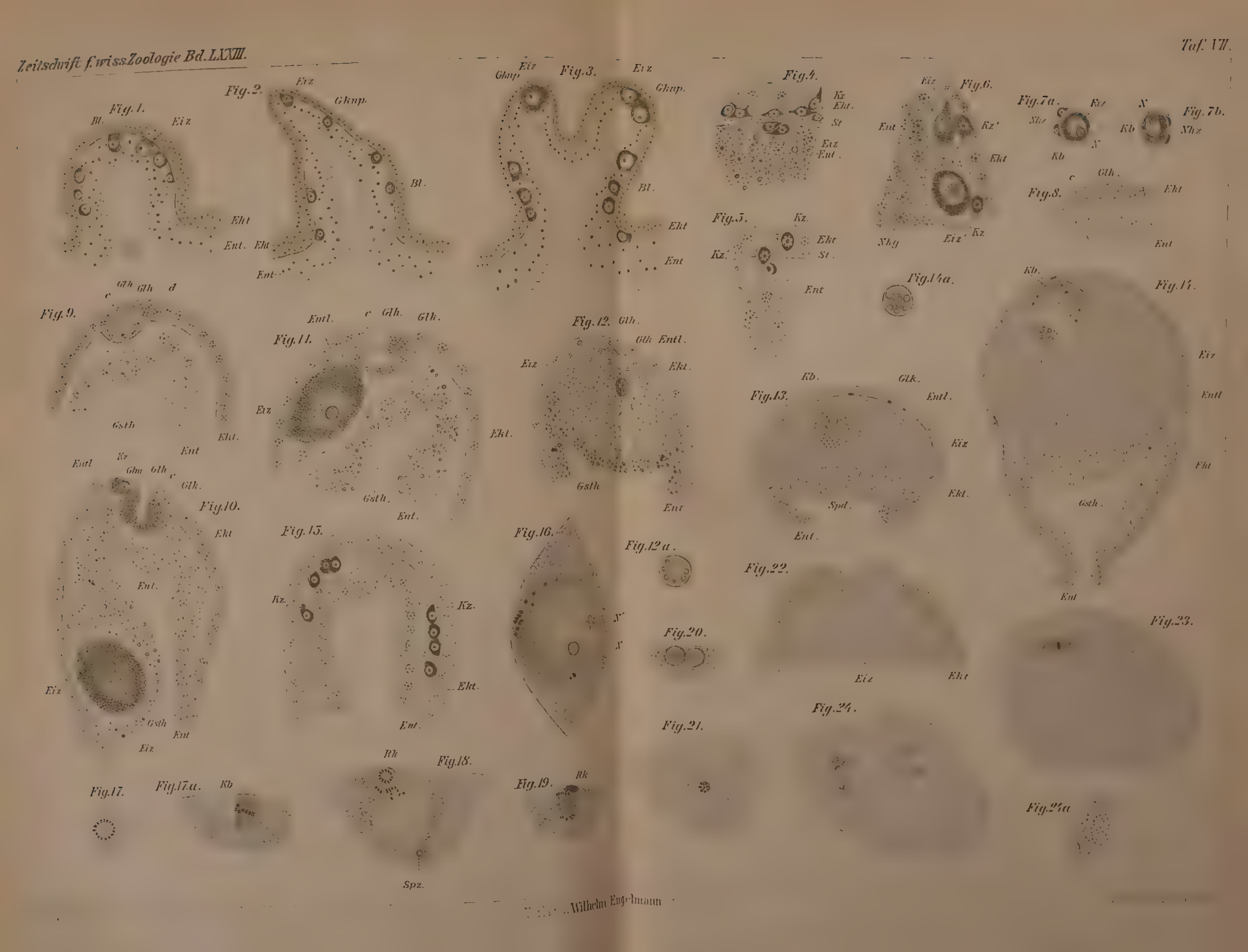


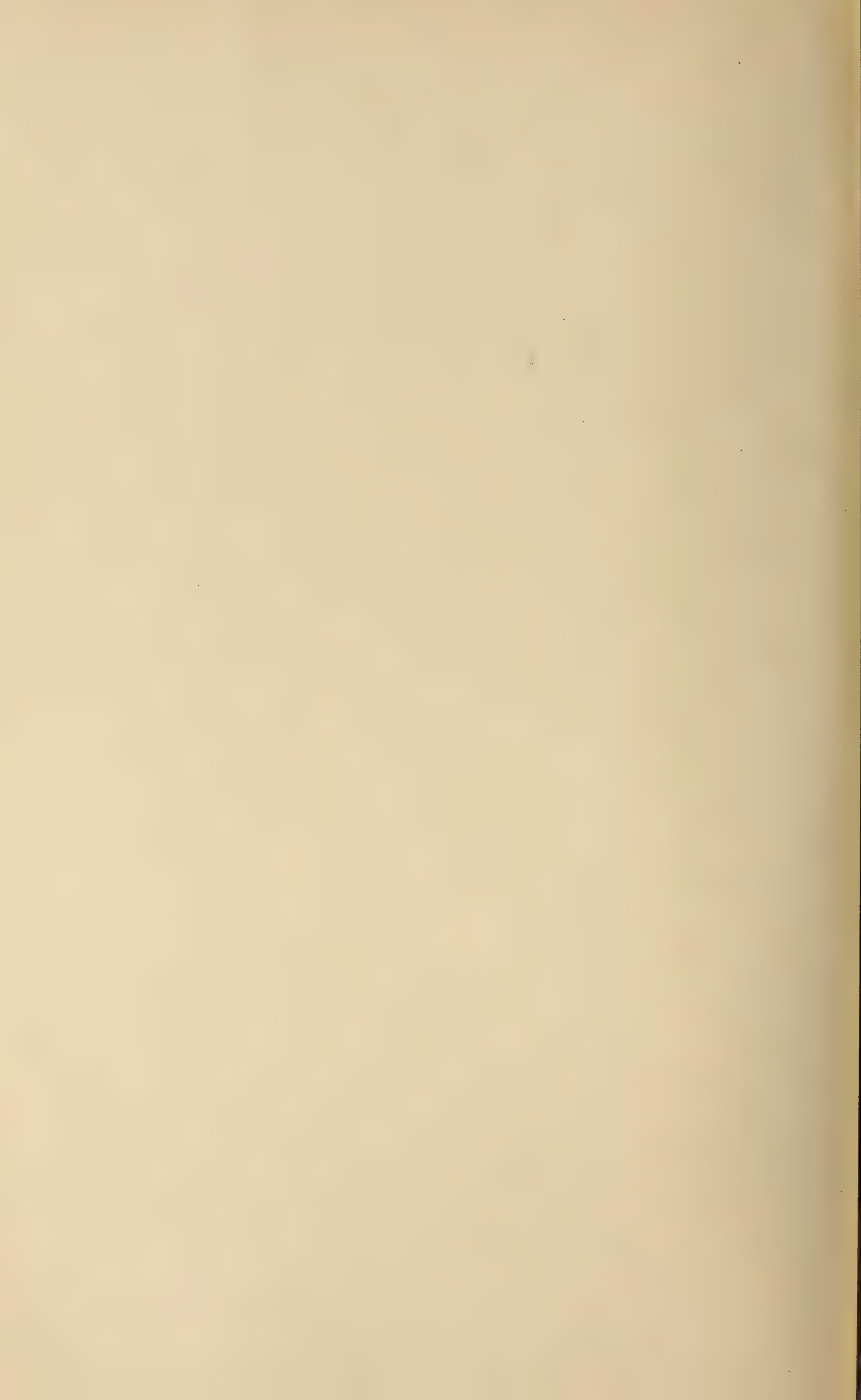

Fig. 1.
Bl.
Eiz.
Ekt.
Ent.
Fig. 2.
Eiz.
Gknp.
Bl.
Ekt.
Ent.
Fig. 3.
Gknp.
Eiz.
Fig. 9.
Glh.
Glk
c
d
Gsth
Ekt.
Ent.
Fig. 11.
Entl.
c.
Glh.
Glk.
Eiz.
Ekt.
Gsth.
Ent.
Fig. 12
Eiz.
Gsth.
Entl.
Kz.
Glm.
Glh.
c
Glk.
Fig. 10.
Ekt.
Ent.
Eiz.
Gsth.
Ent.
Eiz.
Fig. 15.
Kz.
Kz.
Ekt.
Ent.
Fig. 16.
Fig. 17.
Fig. 17.a.
Kb.
Rk
Fig. 18.
Spz.
Fig. 19.
Rk.



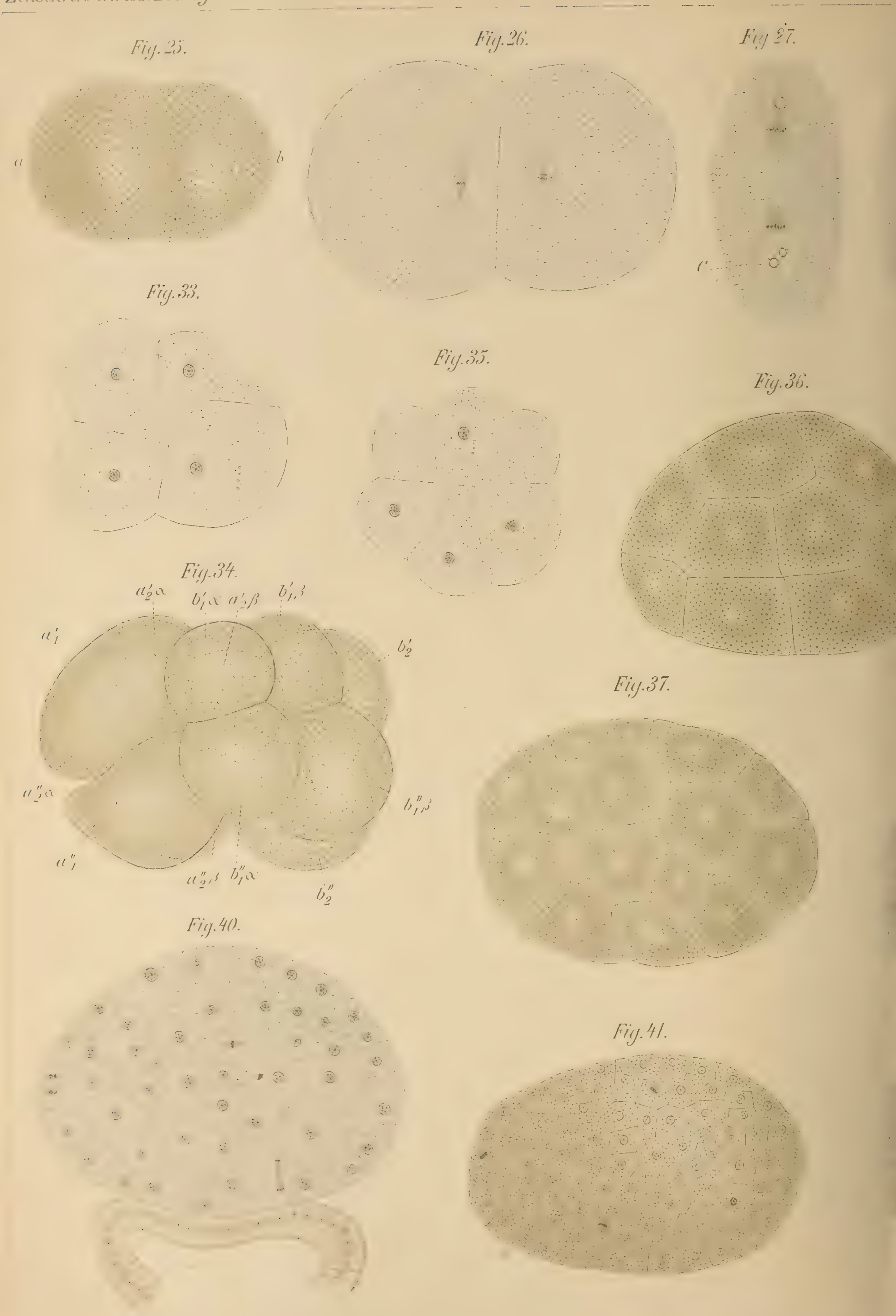
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.










Fig. 25.
a
b
Fig. 26.
Fig. 27.
c
Fig. 33.
Fig. 35.
Fig. 36.
Fig. 34.
Fig. 37.
Fig. 40.
Fig. 41.



Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

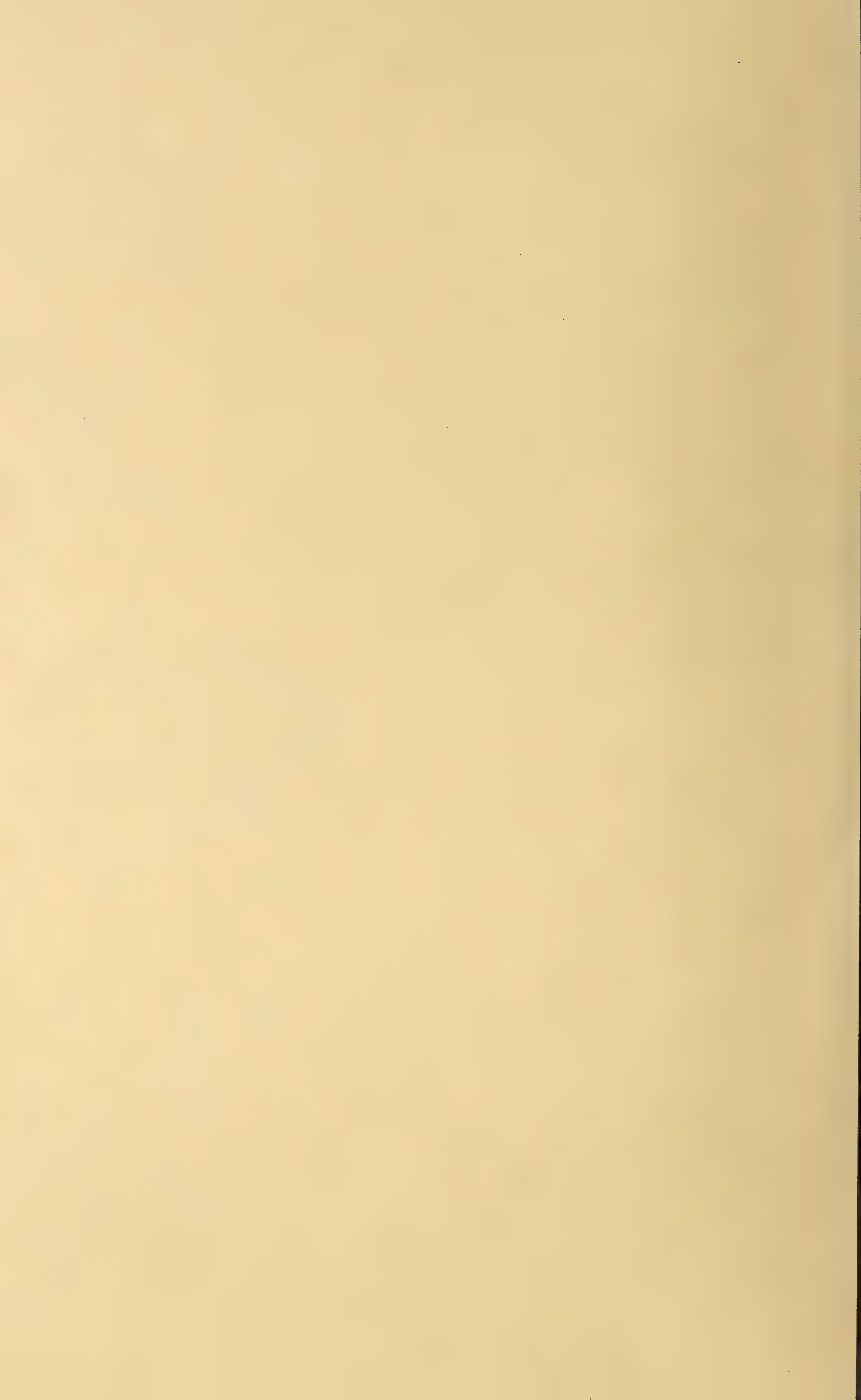


Fig. 25. Fig. 26. Fig. 27. Fig. 28. Fig. 29. Fig. 30. Fig. 31

Fig. 32. Fig. 33. Fig. 35. Fig. 36. Fig. 38. Fig. 39. Fig. 43a

Fig. 34. Fig. 37. Fig. 42a Fig. 42. Fig. 43.

Fig. 40. Fig. 41. Fig. 42b

Wilh. Engelmann in Leipzig





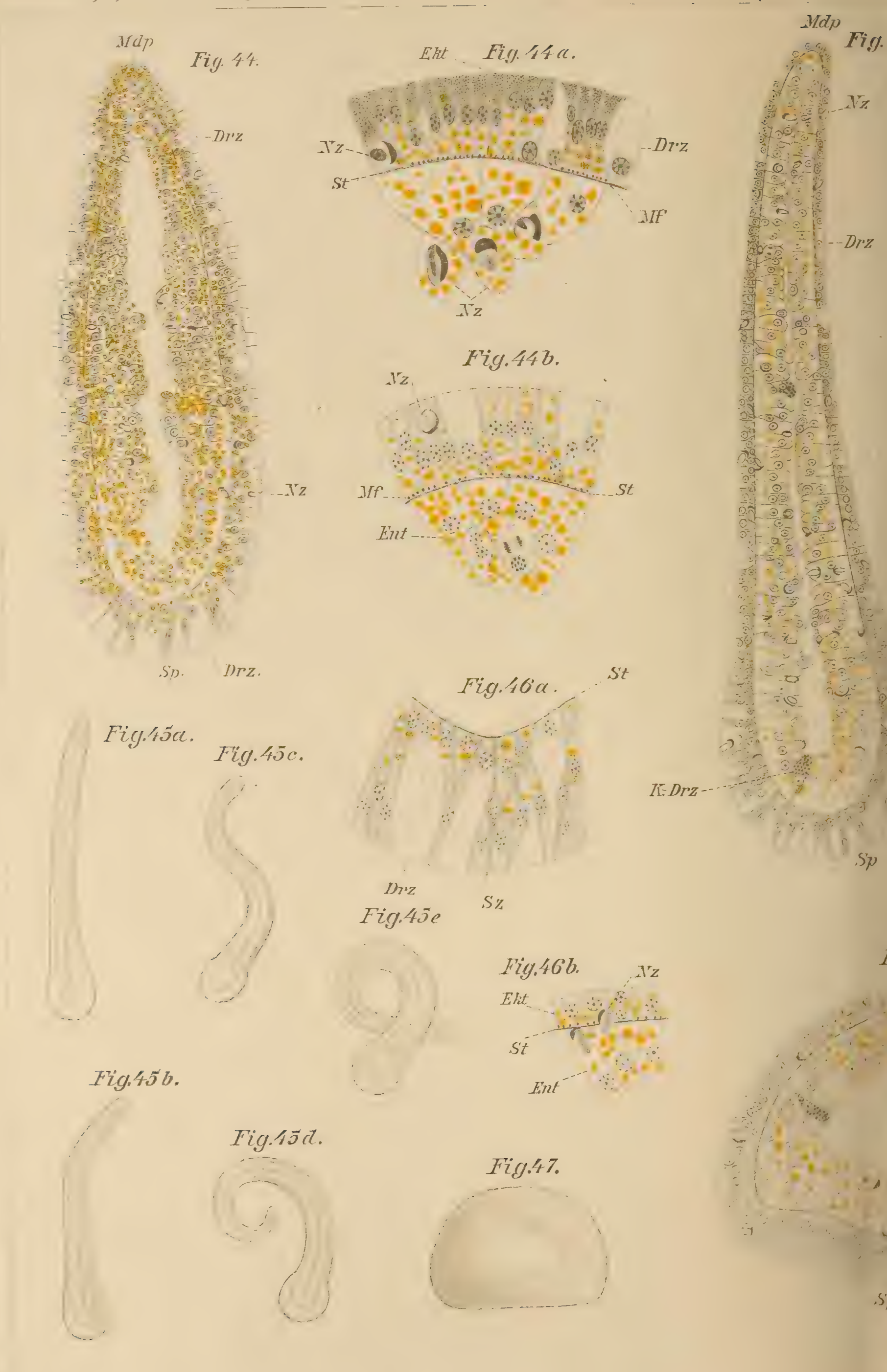
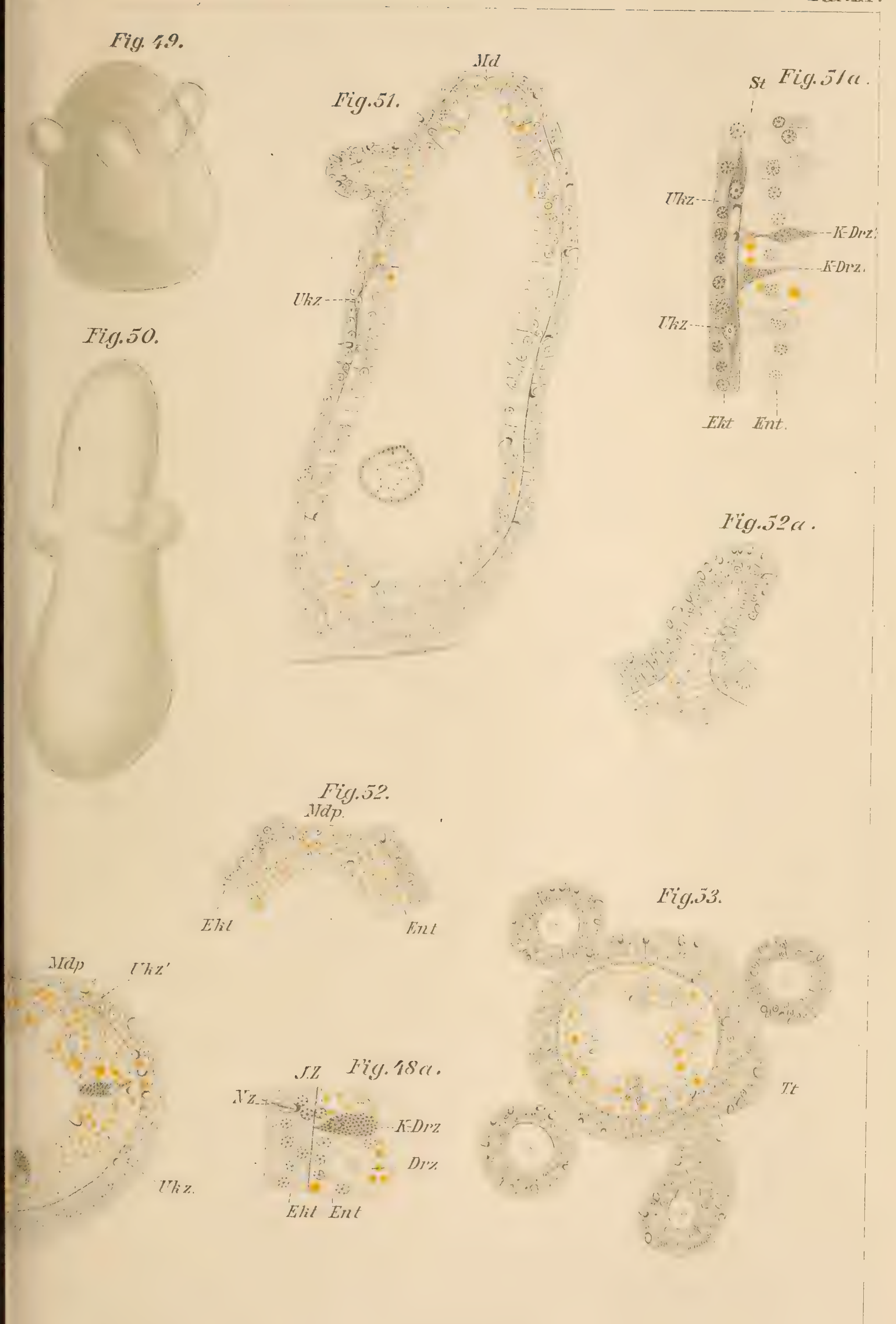


Fig. 44.
Mdp
Drz
Nz
Sp.
Drz.
Fig. 44 a.
Ekt
Nz
Drz
St
Mf
Nz
Fig. 44 b.
Nz
Mf
St
Ent
Fig. 46 a.
St
Drz
Sz
Fig. 45 a.
Fig. 45 c.
Fig. 45 e
Fig. 46 b.
Nz
Ekt
St
Ent
Fig. 45 b.
Fig. 45 d.
Fig. 47.
Mdp
Fig.
Nz
Drz
K. Drz
Sp


Fig. 49.
Fig. 50.
Fig. 51.
Md
Ukz
Fig. 51a.
St
Ukz
K-Drz'
K-Drz.
Ukz
Ekt
Ent.
Fig. 52a.
Fig. 52.
Mdp.
Ekt
Ent
Fig. 53.
Tt
Mdp
Ukz'
Ukz.
JZ
Fig. 48a.
Nz
K-Drz
Drz.
Ekt
Ent

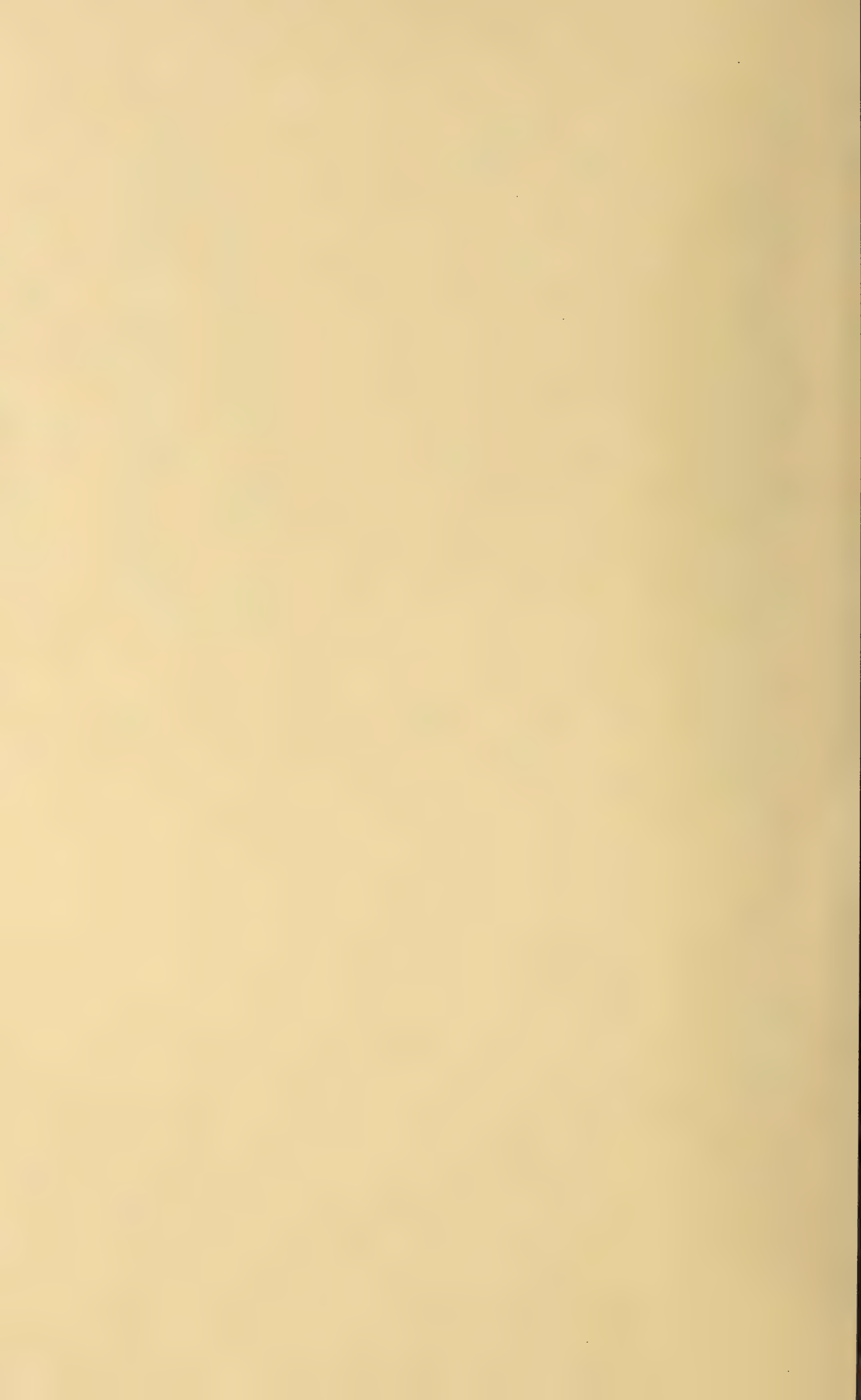


Fig. 44. Mdp Drz Nz Sp Drz.

Fig. 44 a. Ekt Nz Drz St Mf Nz

Fig. 44 b. Nz Mf St Ent

Fig. 45 a. Fig. 45 c. Fig. 45 b. Fig. 45 d. Fig. 45 e.

Fig. 46 a. St Drz Sz

Fig. 46 b. Nz Ekt St Ent

Fig. 47.

Fig. 46. Mdp Nz Drz K. Drz Sp

Fig. 48. Mdp Ukz Ukz Sp

Fig. 49.

Fig. 50.

Fig. 51. Md Ukz

Fig. 51 a. St Ukz K. Drz. K. Drz. Ukz Ekt Ent

Fig. 52 a.

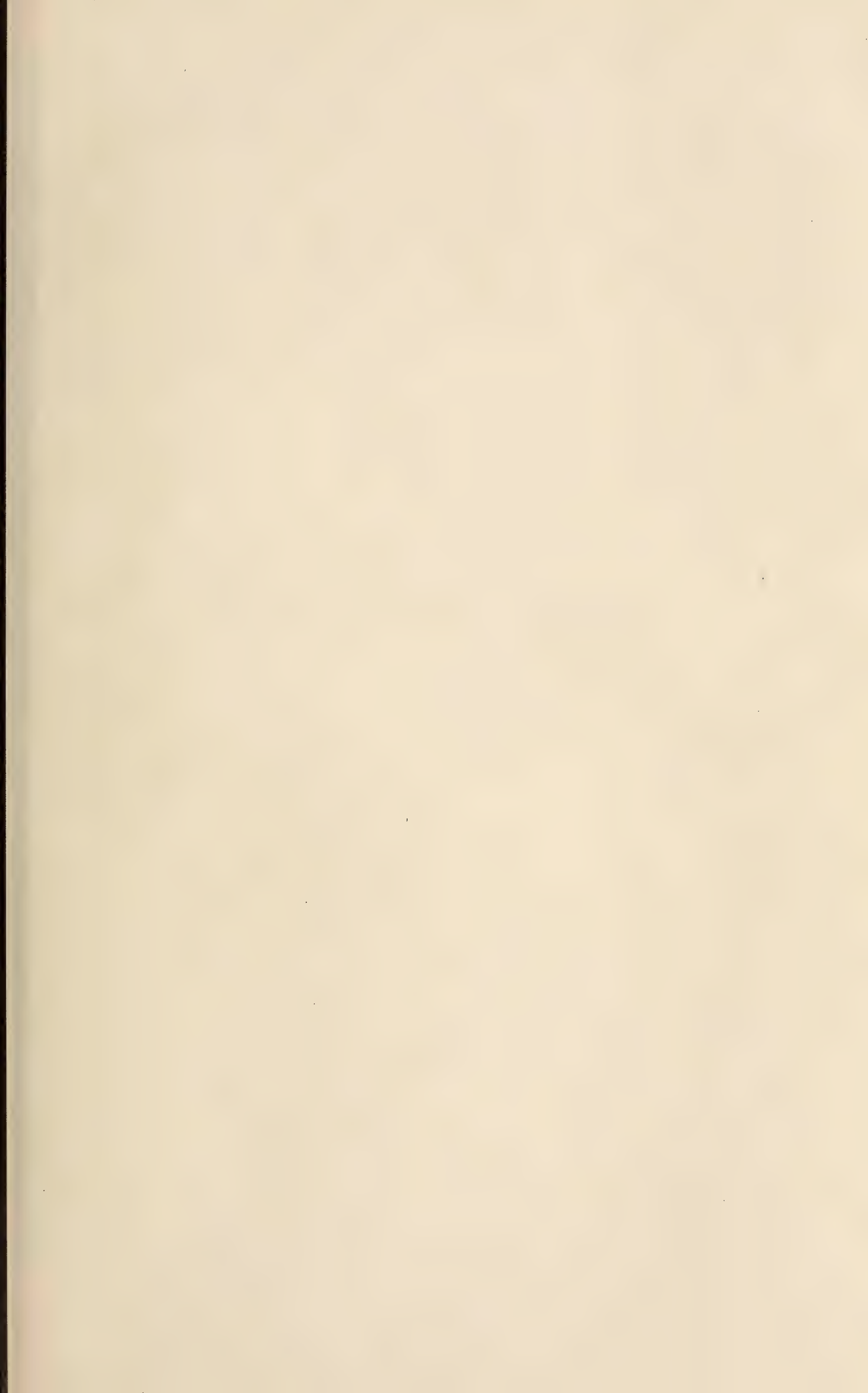
Fig. 52. Mdp Ekt Ent

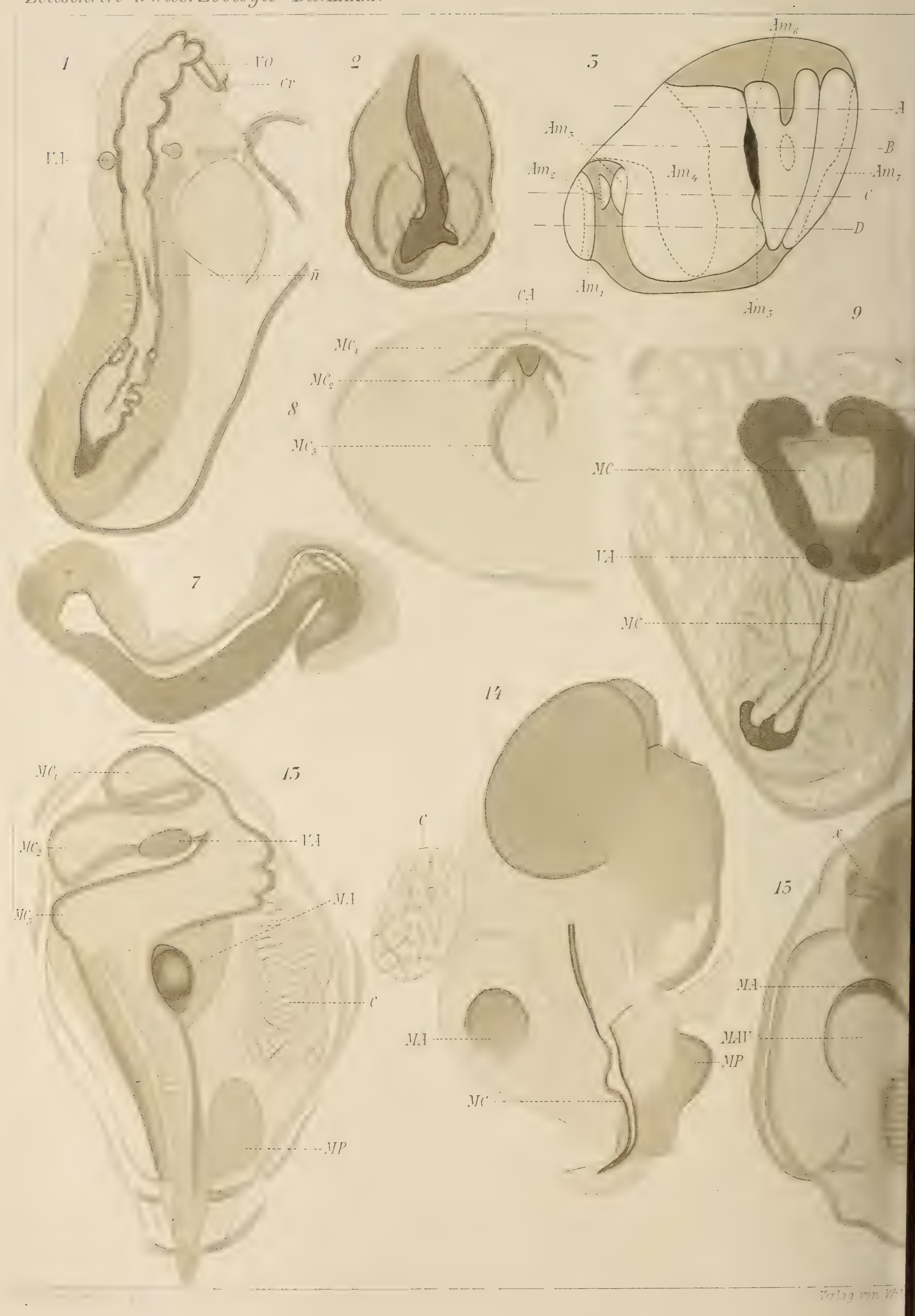
Fig. 48 a. Nz. Sz K. Drz Drz Ekt Ent

Fig. 53. Tt

Wilh. Engelmann



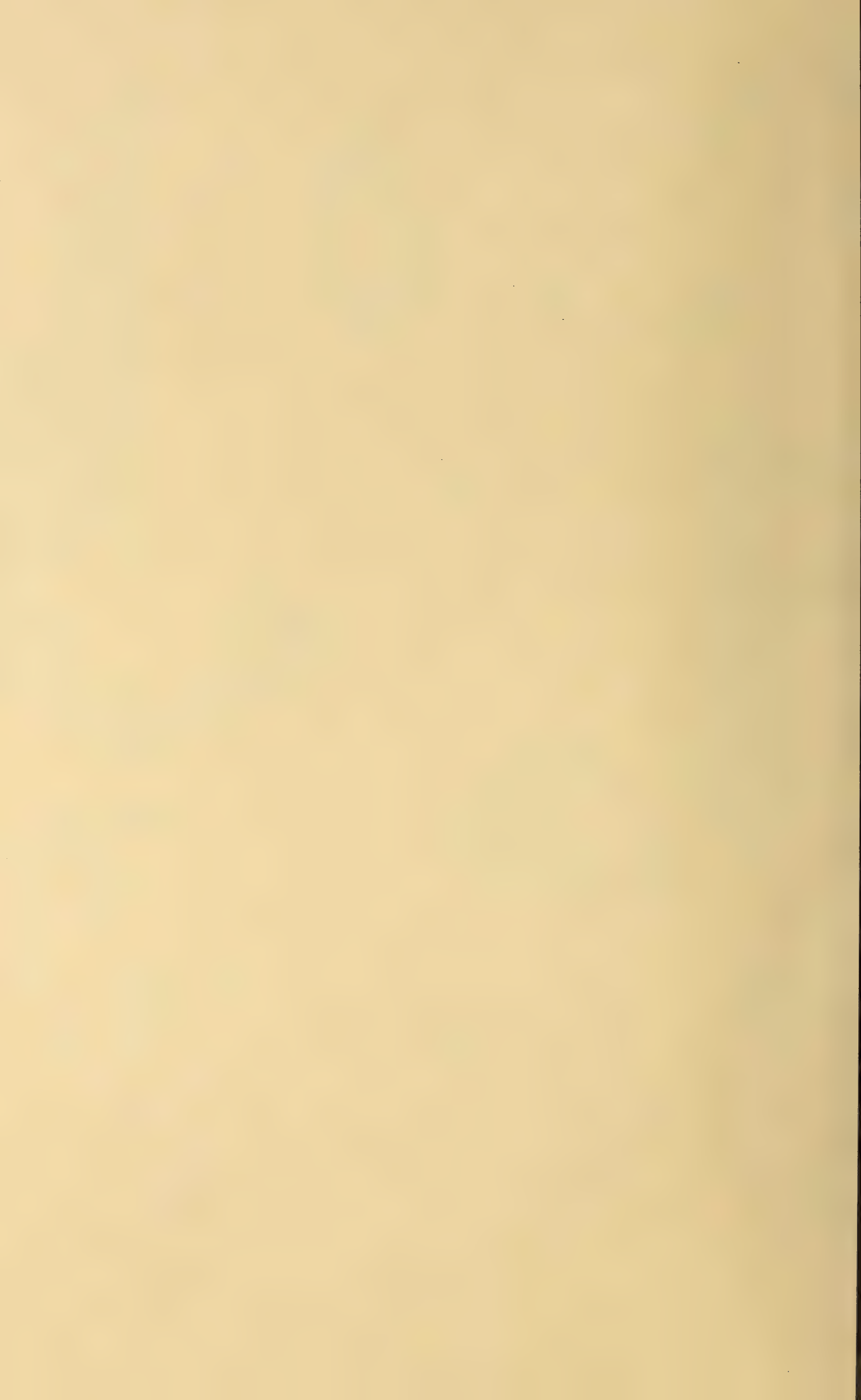



1
VO
Cr
VA
n
2
3
Am6
A
Am5
B
Am2
Am4
Am7
C
D
Am1
Am3
9
CA
MC1
MC2
8
MC3
MC
VA
MC
7
14
MC1
13
MC2
VA
MC3
MA
C
C
MA
MA
MAV
MP
MC
MP
15
C

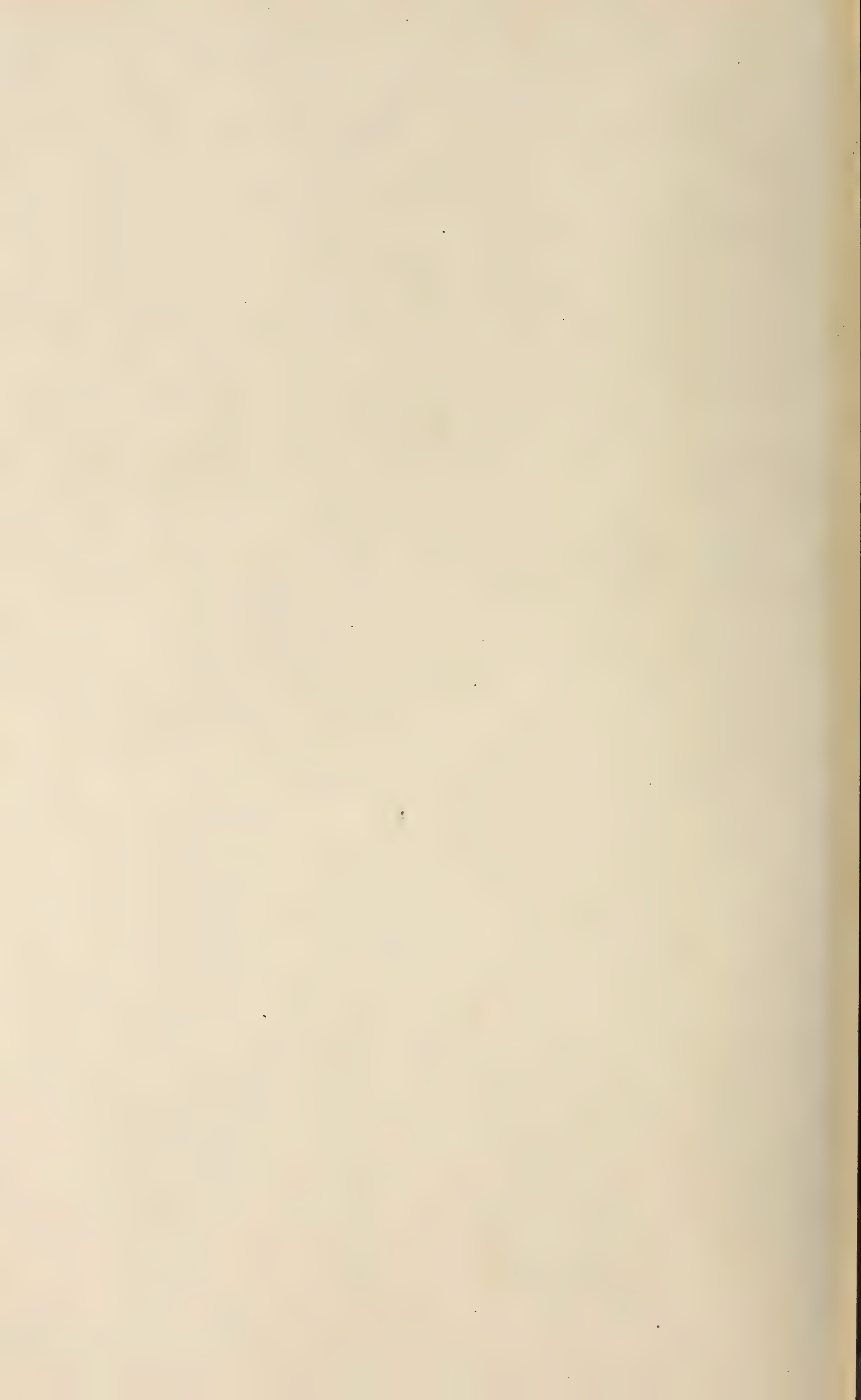
Verlag von W

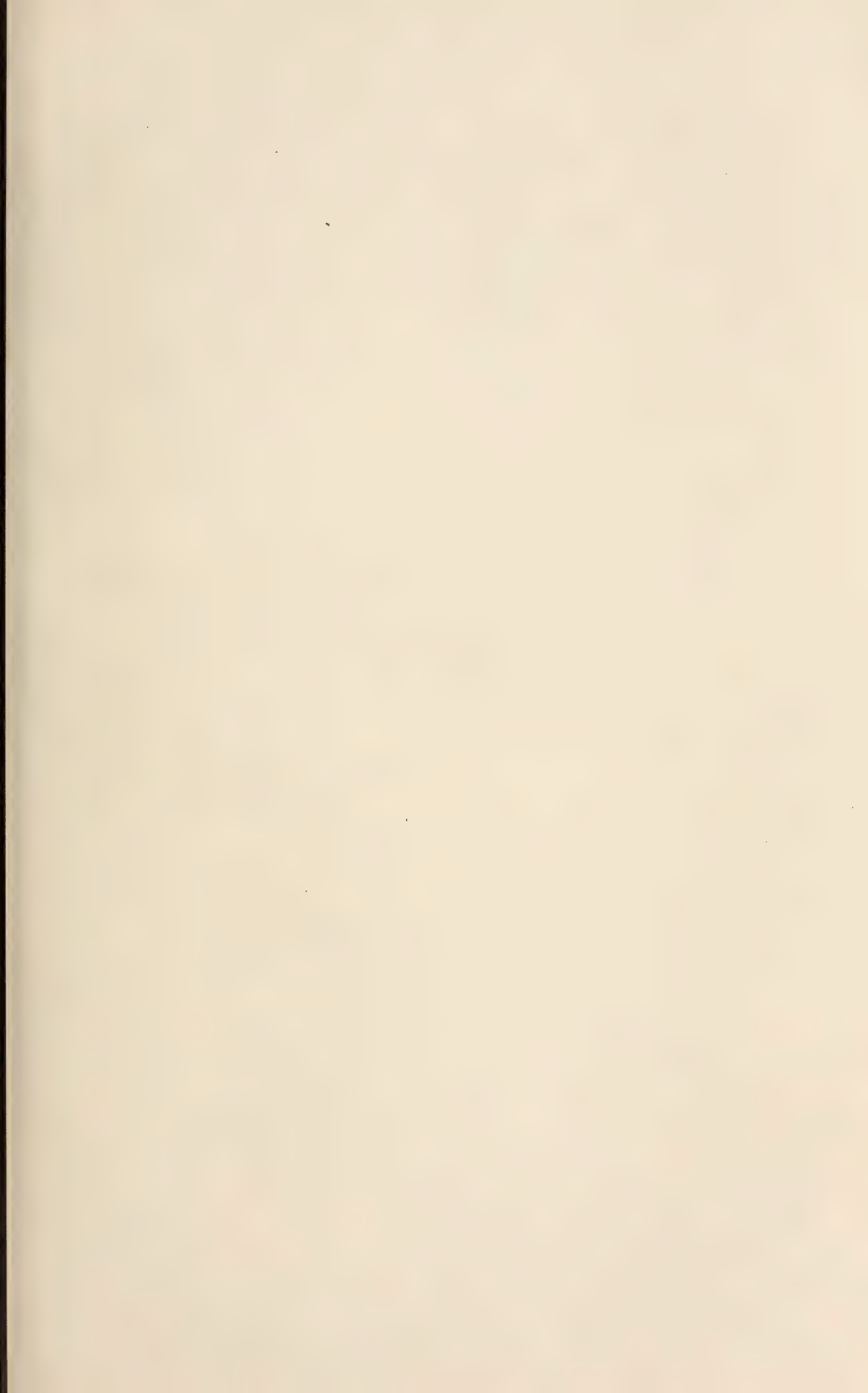


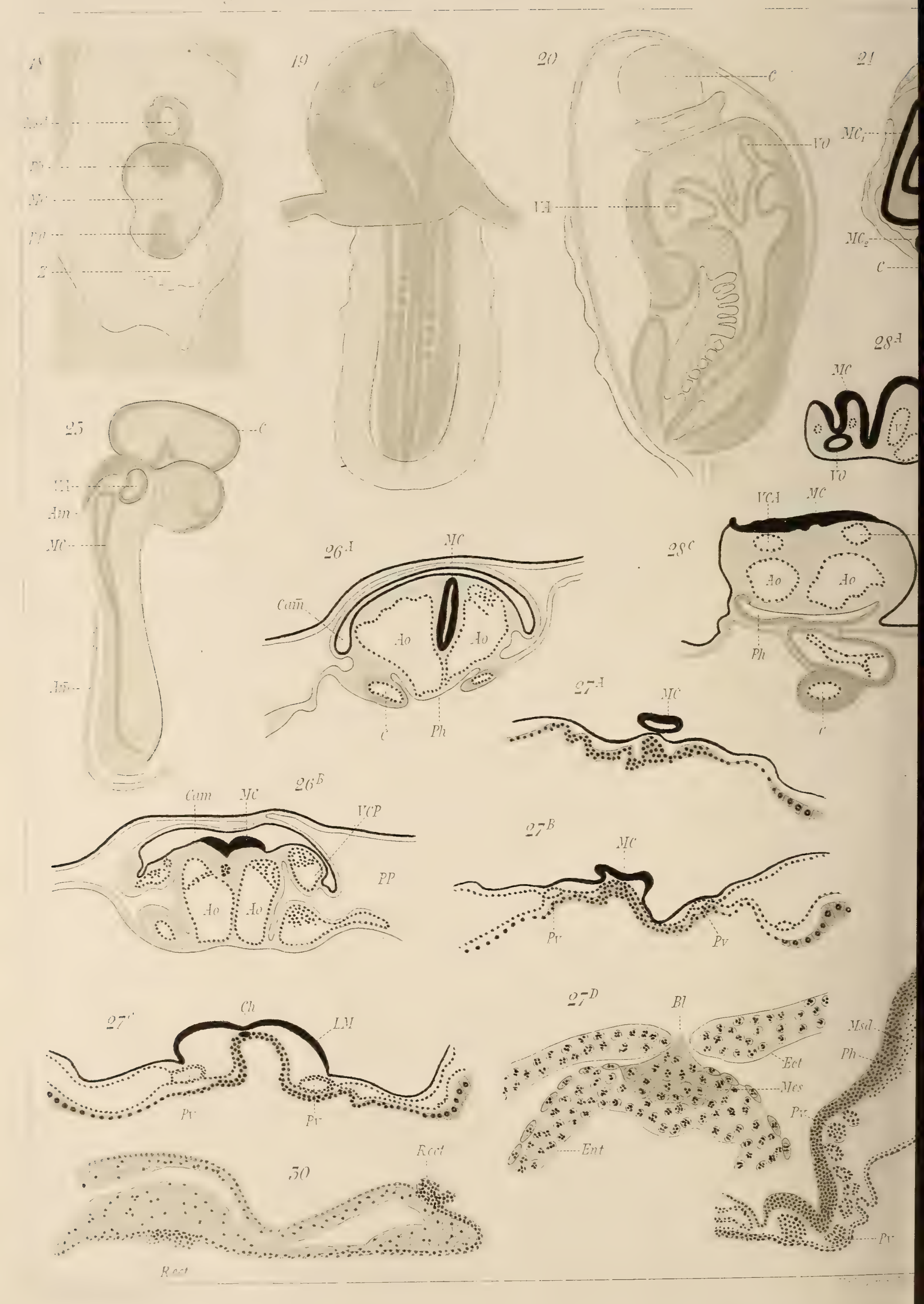
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frank



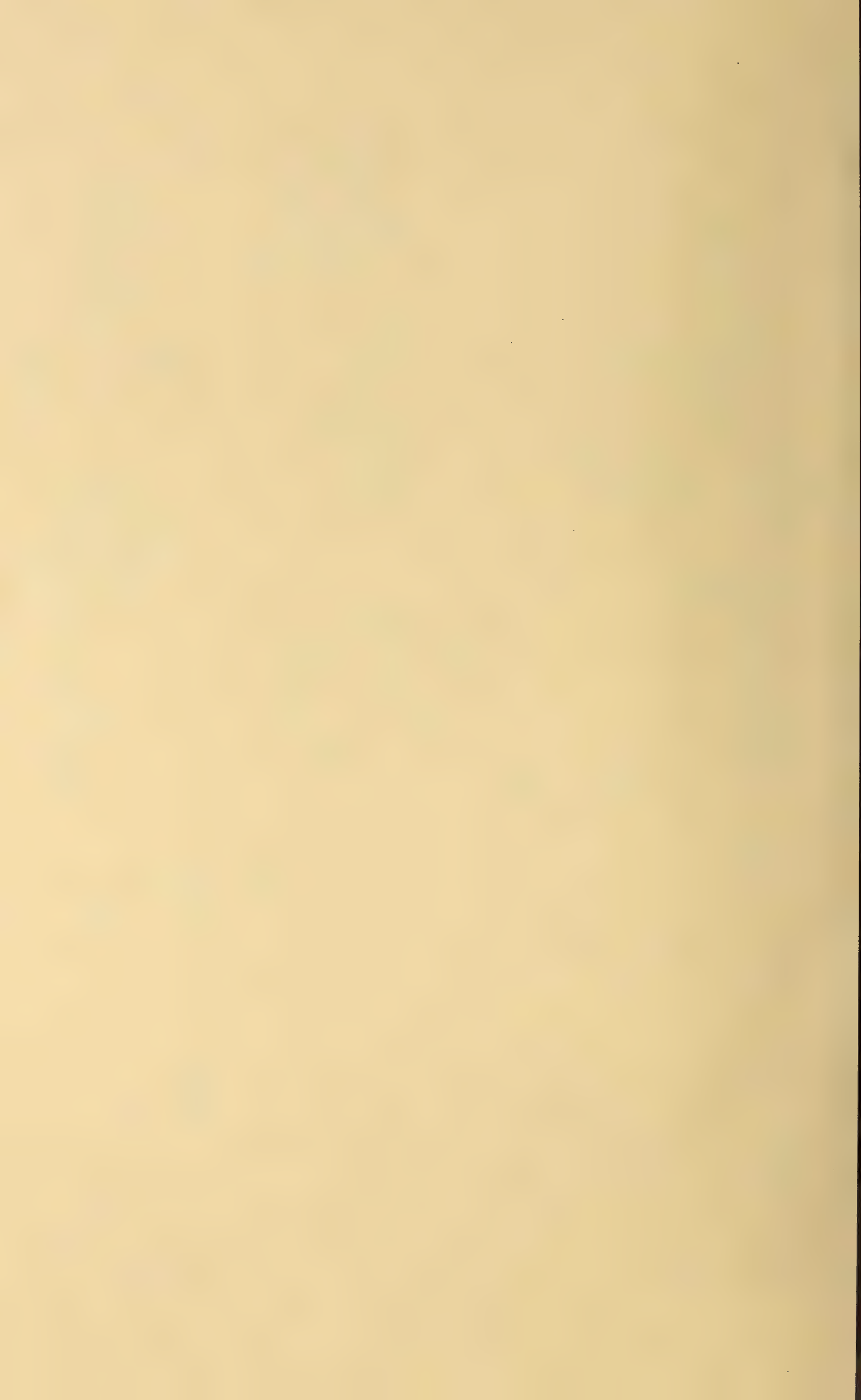


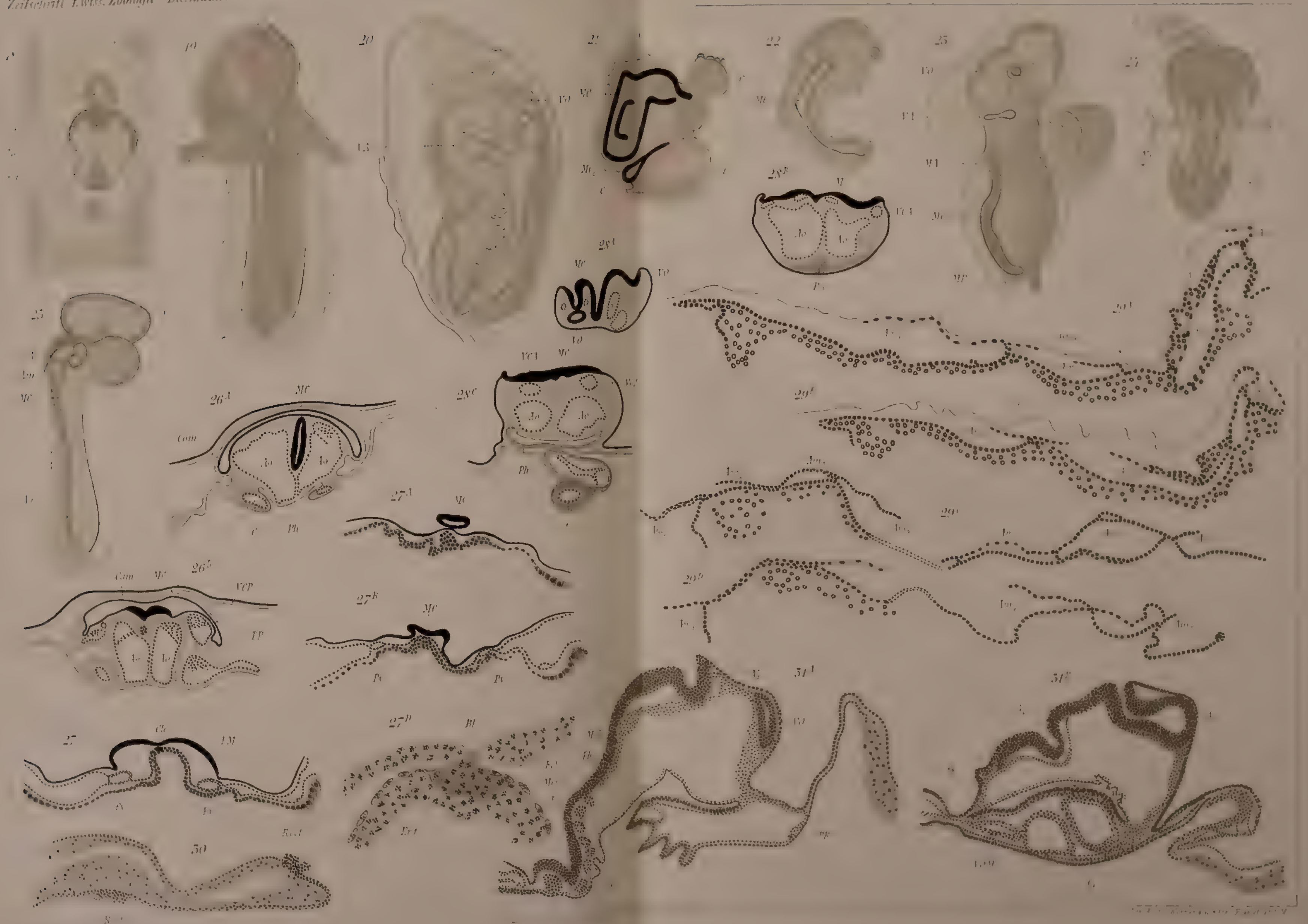


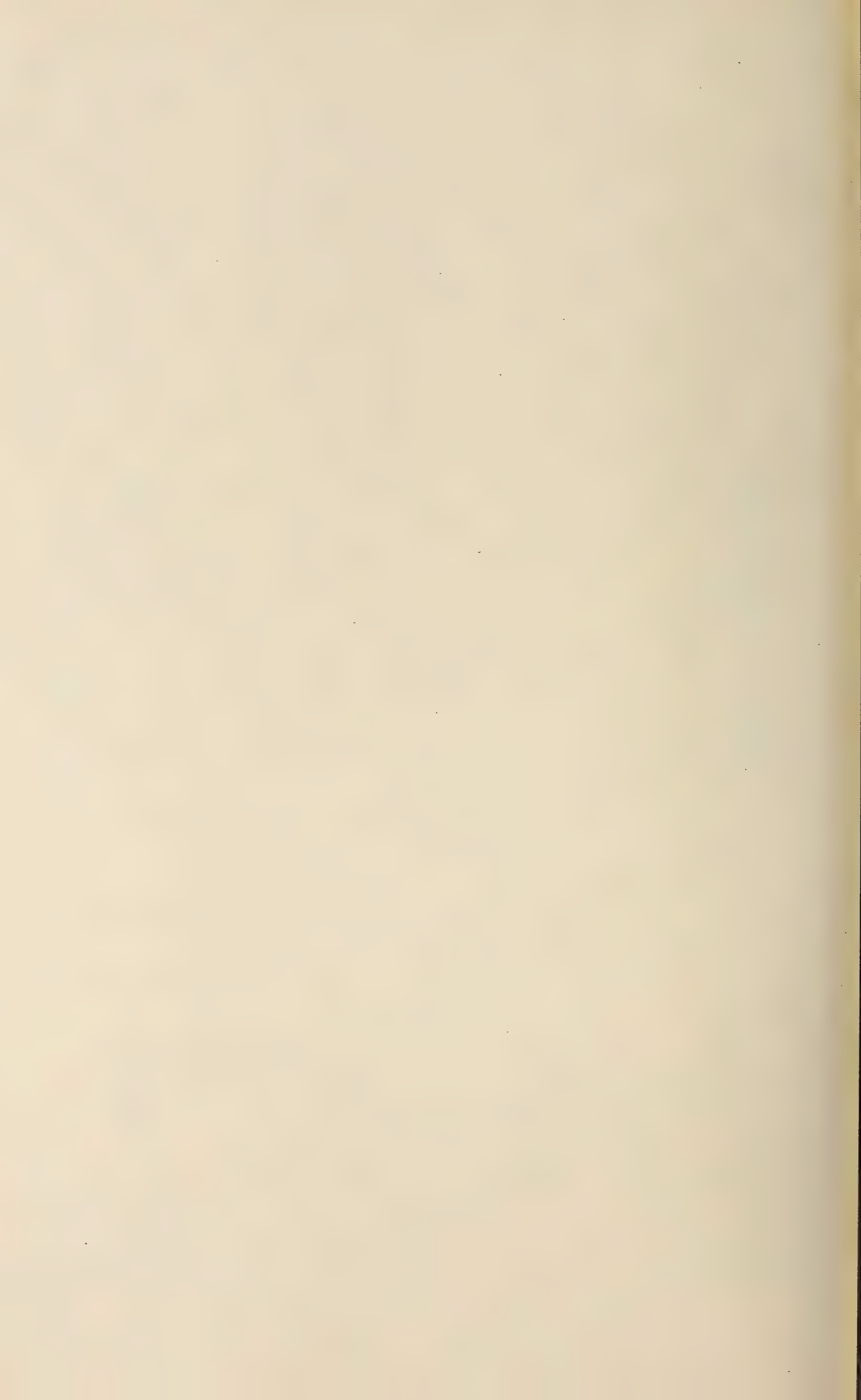



19
20
21
25
26A
26B
27A
27B
27C
27D
28A
28C
30
C
Vo
VA
MC
Am
Ao
Ph
Cam
VCP
PP
Pv
Ch
LM
Bl
Ect
Mes
Ent
Msd
Rect

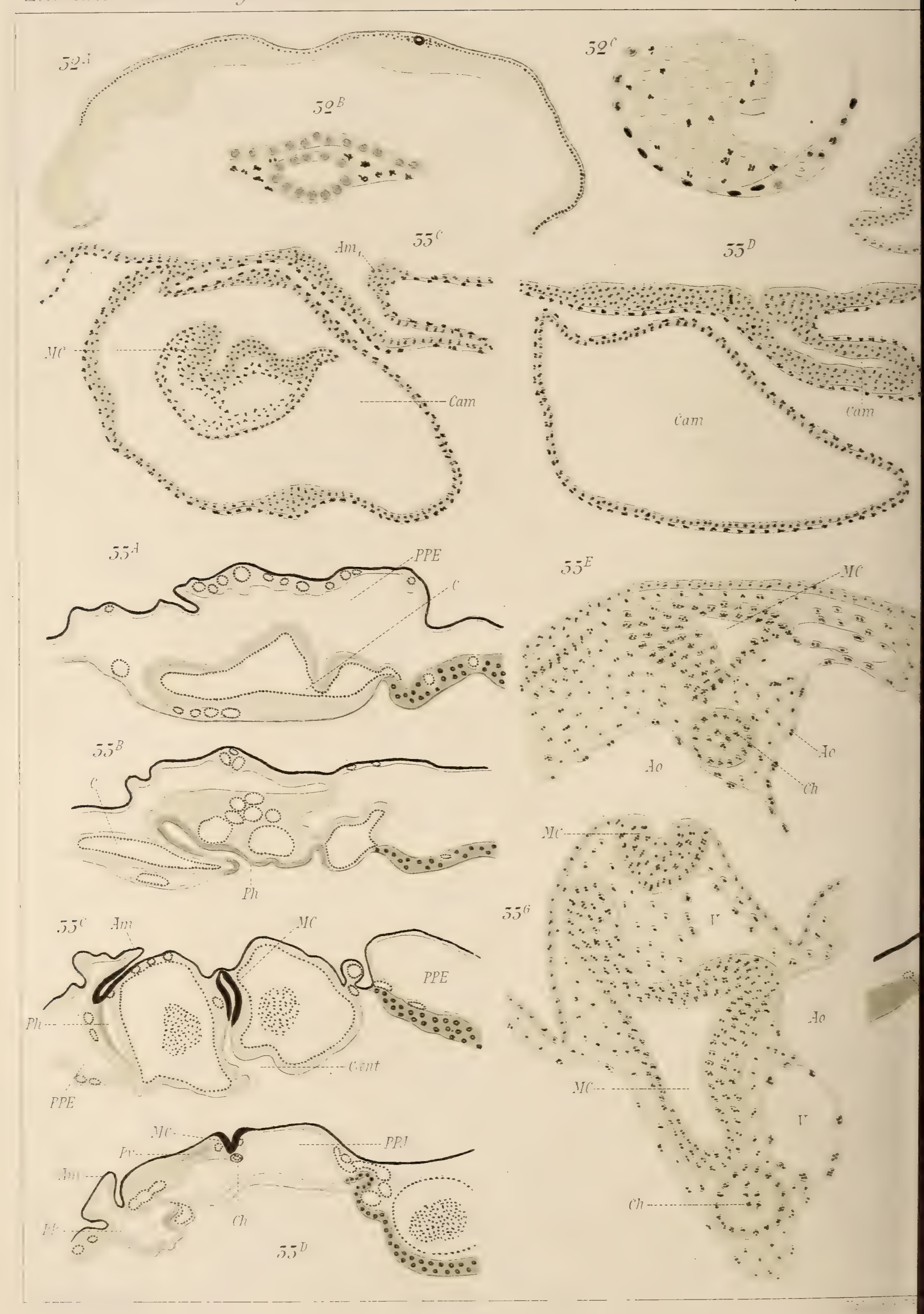

22
23
24
28^B
29^A
29^B
29^C
29^D
31^A
31^B



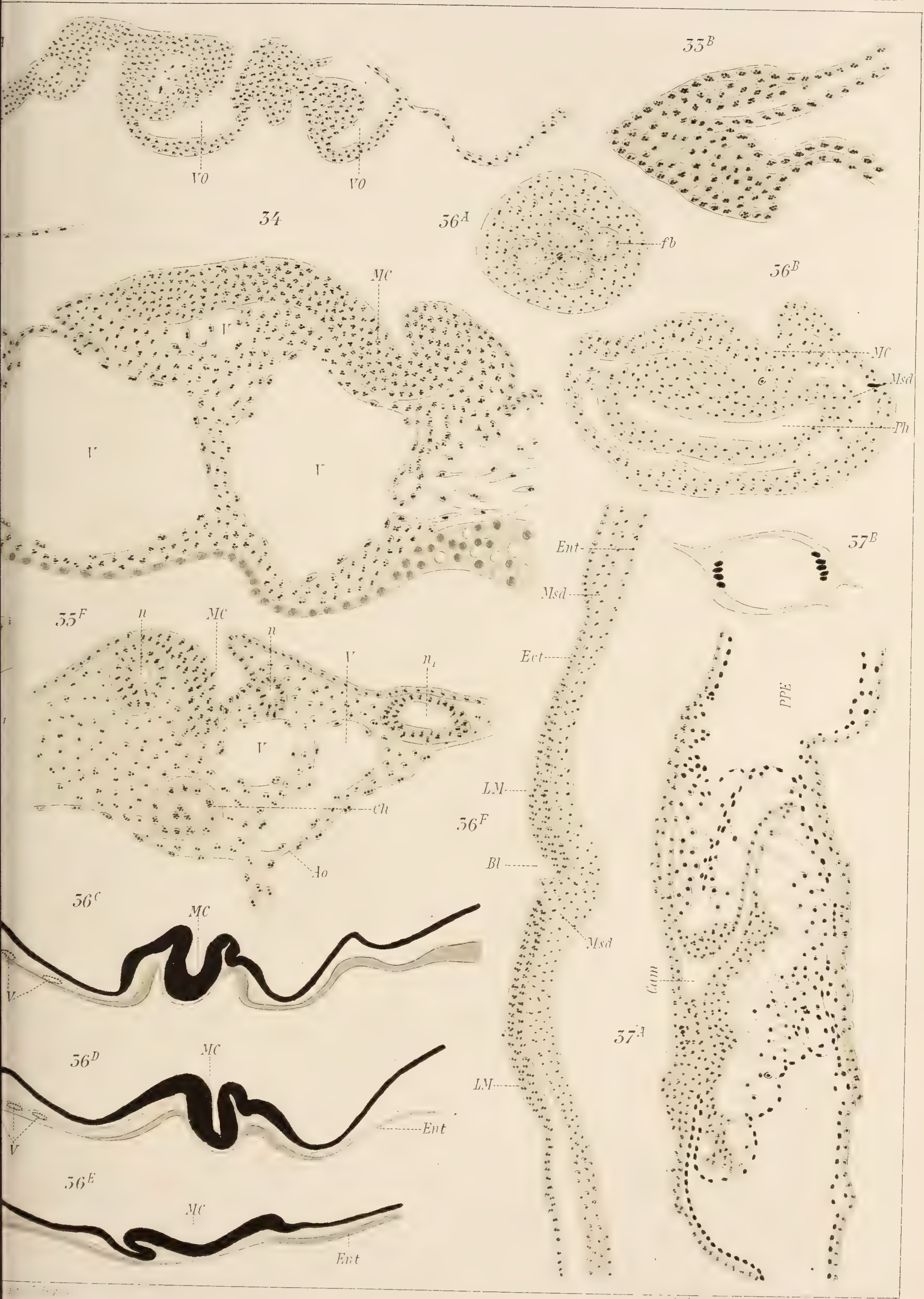


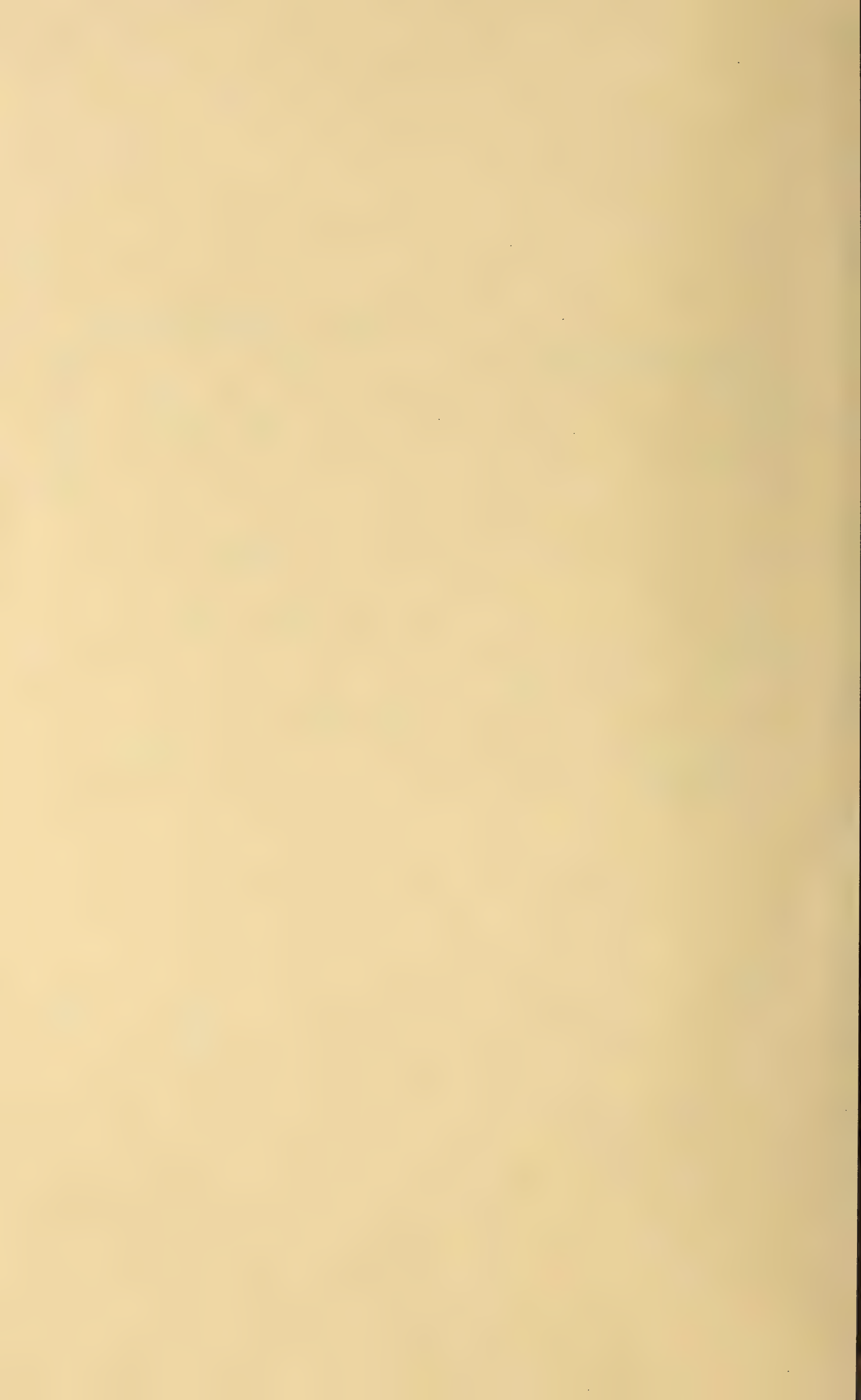


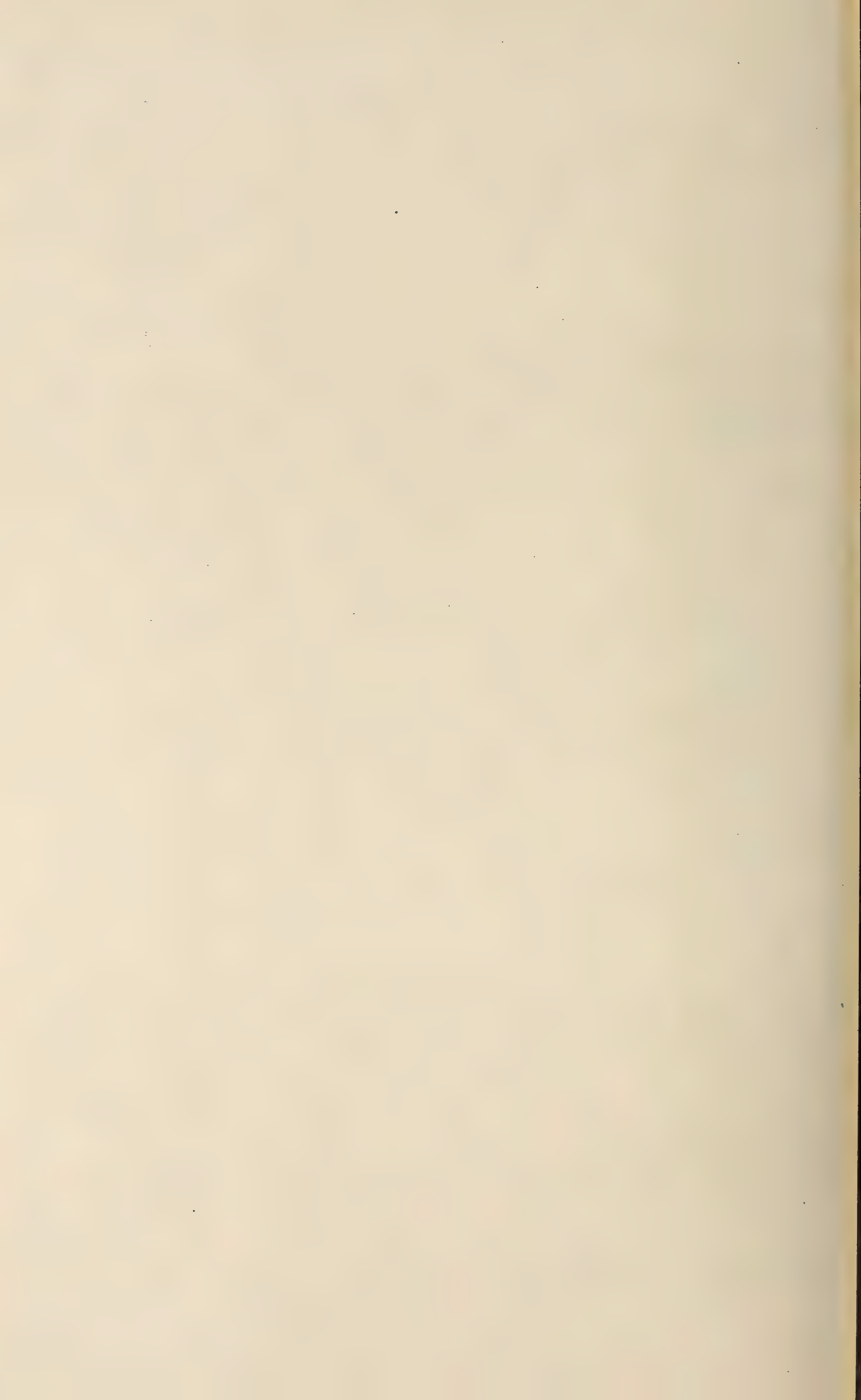




32A
32B
32C
33C
Am
MC
Cam
33D
Cam
Cam
33A
PPE
C
33E
MC
Ao
Ao
Ch
33B
C
Ph
MC
V
33G
Ao
33C
Am
MC
PPE
Ph
Cent
PPE
MC
V
MC
Pr
PPE
Am
Ch
Ch
33D


33B
VO
VO
34
36A
fb
36B
MC
V
V
V
MC
Msd
Ph
Ent
Msd
37B
35F
n
MC
n
V
n1
Ect
V
PPE
Ch
LM
36F
Bl
Ao
36C
MC
Msd
V
Cam
37A
36D
MC
LM
Ent
V
36E
MC
Ent

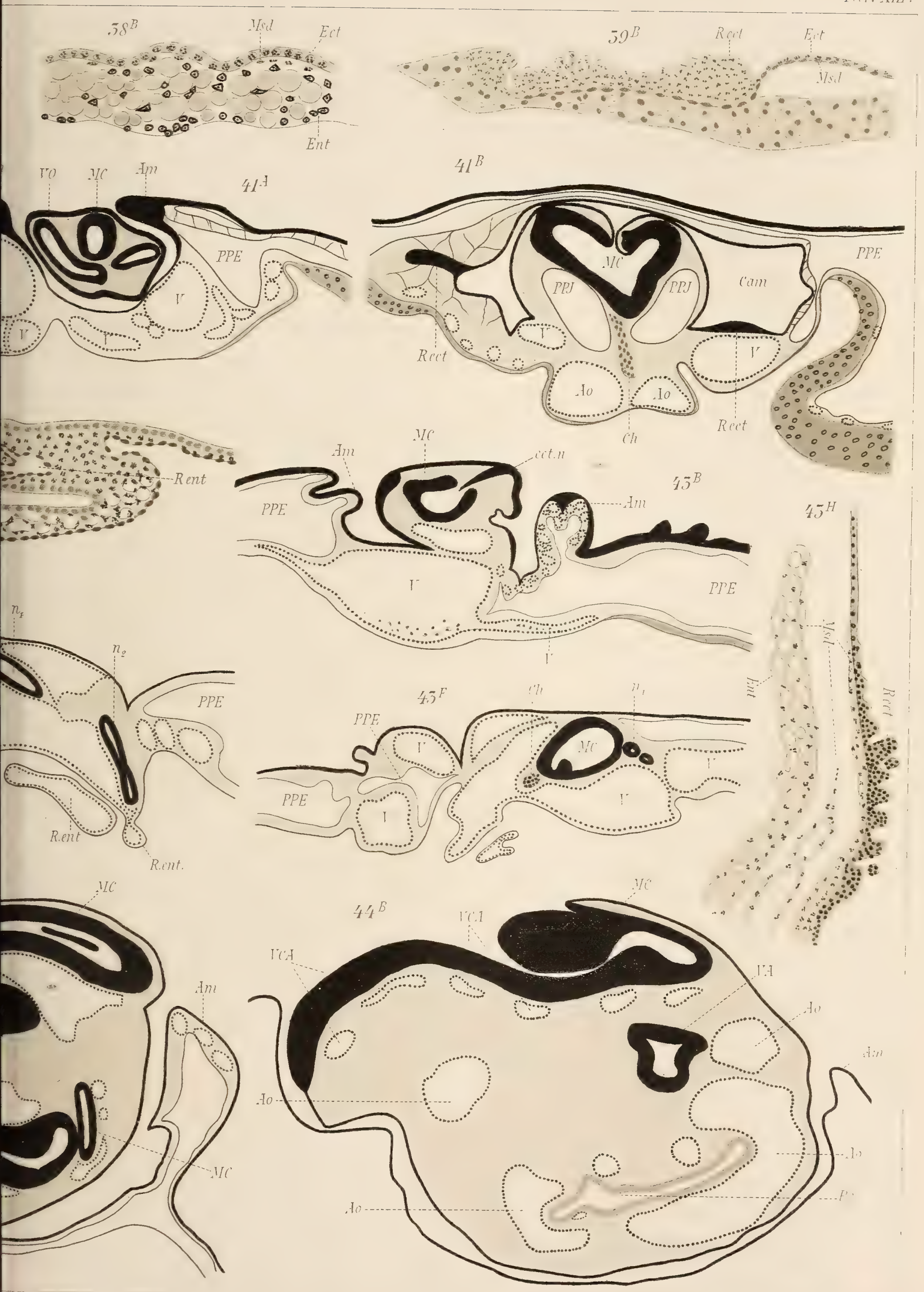


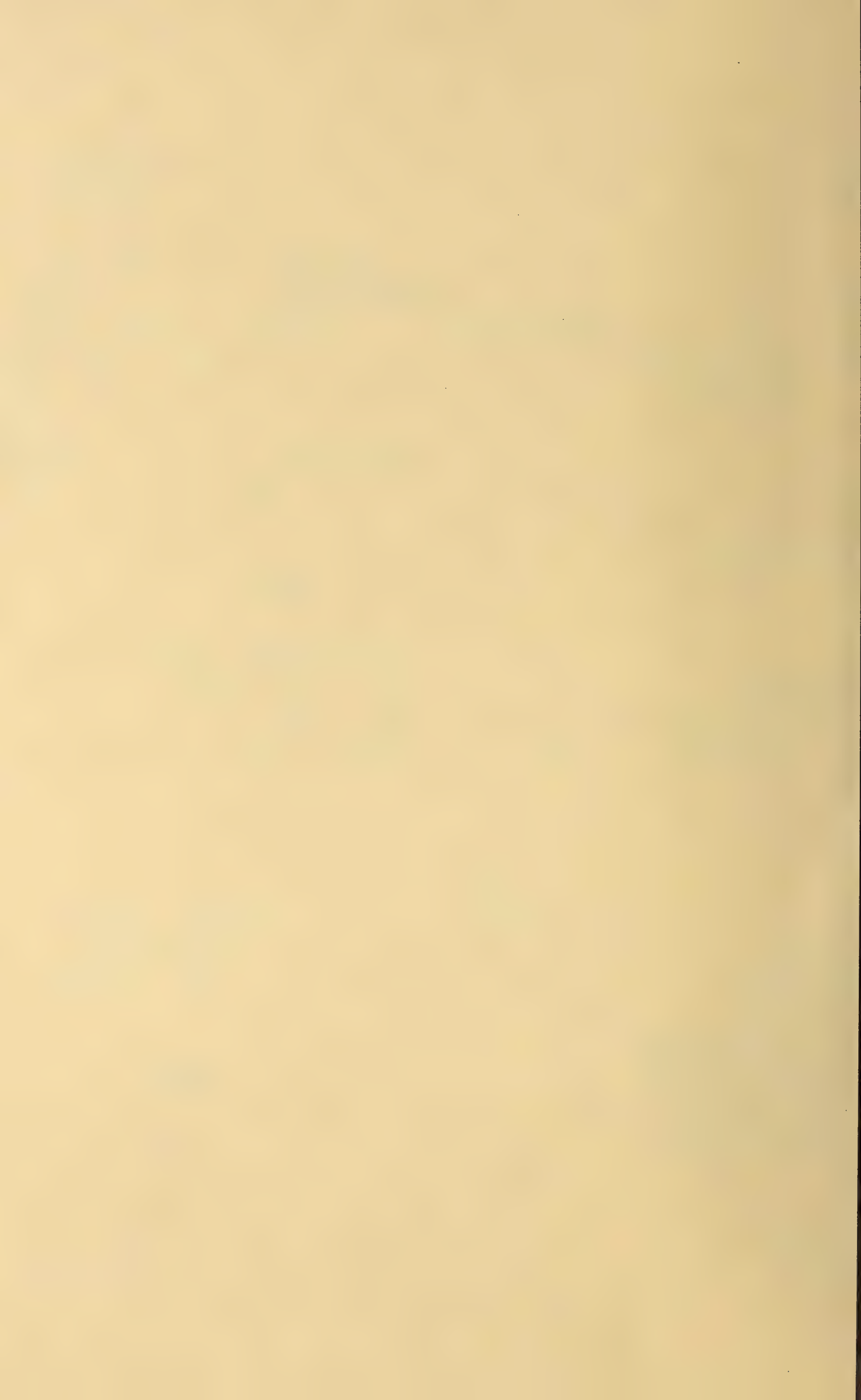


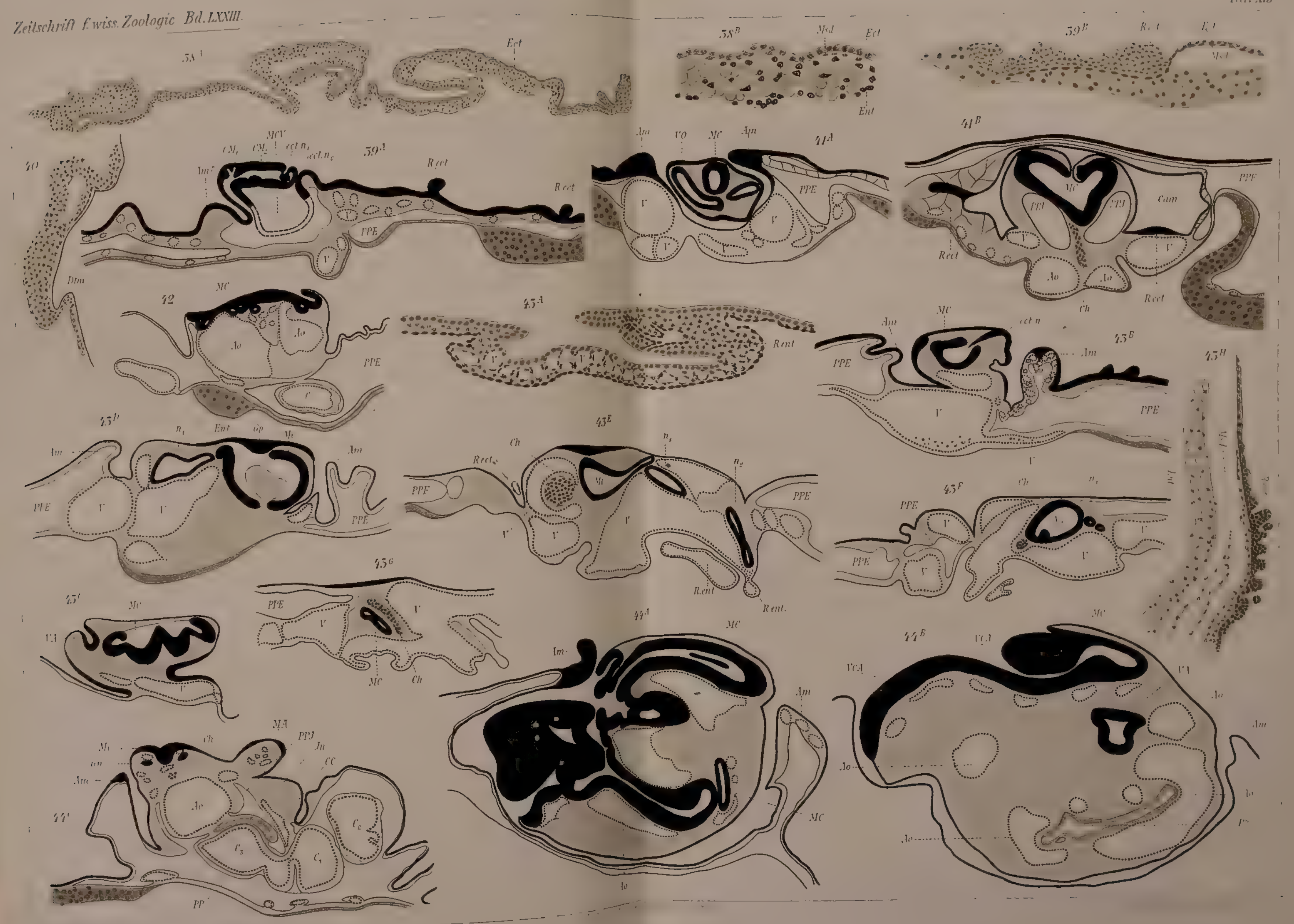


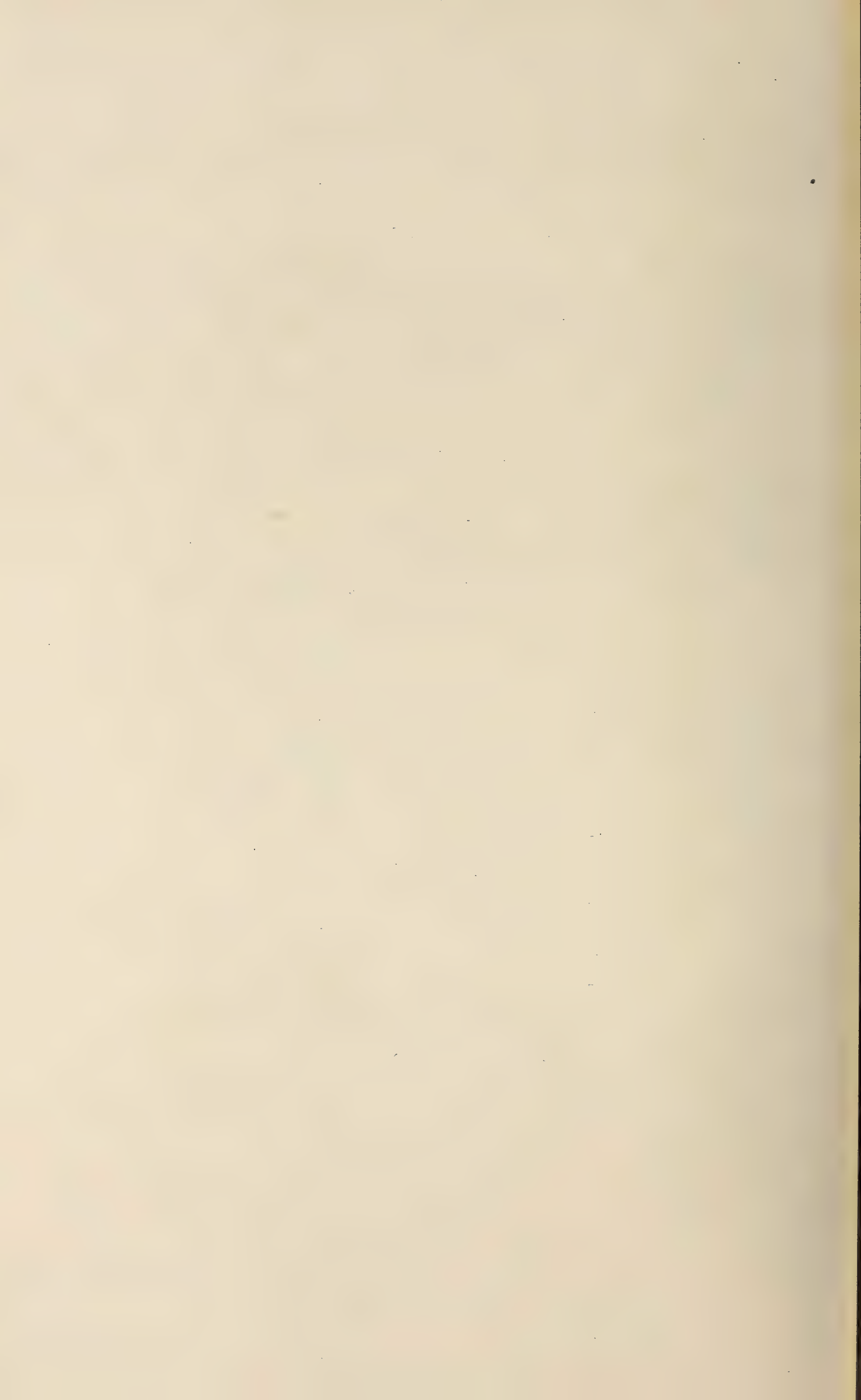


38A
Ect
40
MCV
CM1
CM2
ect.n1
ect.n2
39A
Am?
R.ect.
R.ect.
V
PPE
V
Dtm
MC
42
Ao
Ao
PPE
C
43A
V
V
43D
n1
Ent
Gn
MC
Am
Am
PPE
V
V
PPE
43E
Ch
R.ect.
PPE
MC
V
V
43G
43C
Mc
VA
V
PPE
V
V
MC
Ch
Am
MA
PPJ
Jn
CC
MC
Ch
Gn
Am
Ao
44C
C2
C3
C3
PP

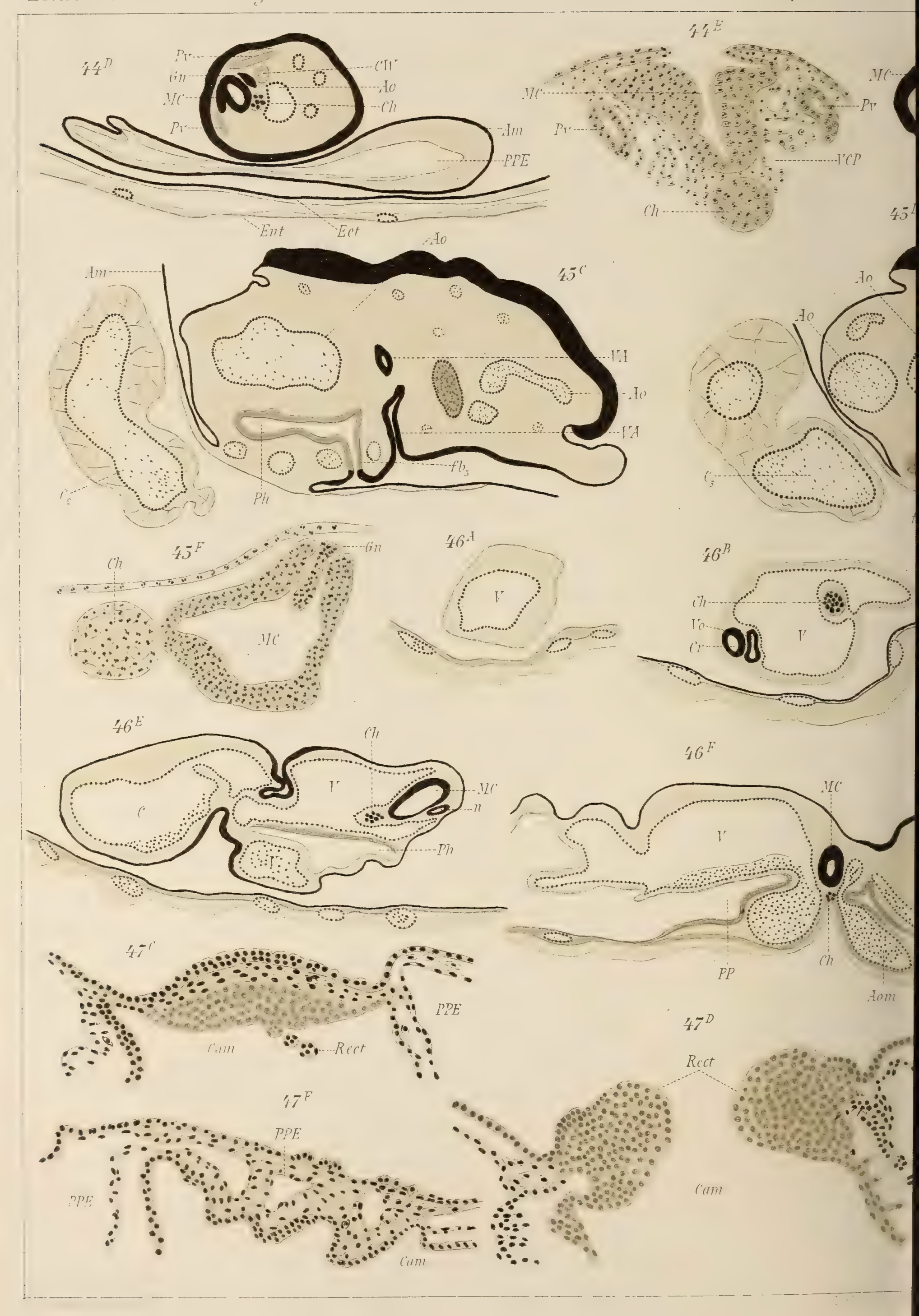

38B
Msd
Ect
Ent
39B
Rect
Ect
Msd
VO
MC
Am
41A
PPE
V
41B
MC
PPJ
PPJ
Cam
PPE
Rect
V
Ao
Ao
Ch
Rect
Rent
MC
Am
ect.n
43B
Am
PPE
V
PPE
43H
Msd
Ent
Rect
PPE
43F
Ch
MC
PPE
PPE
R.ent
R.ent.
MC
44B
MC
VCA
VCA
VA
Ao
Am
Ao
MC
Ao



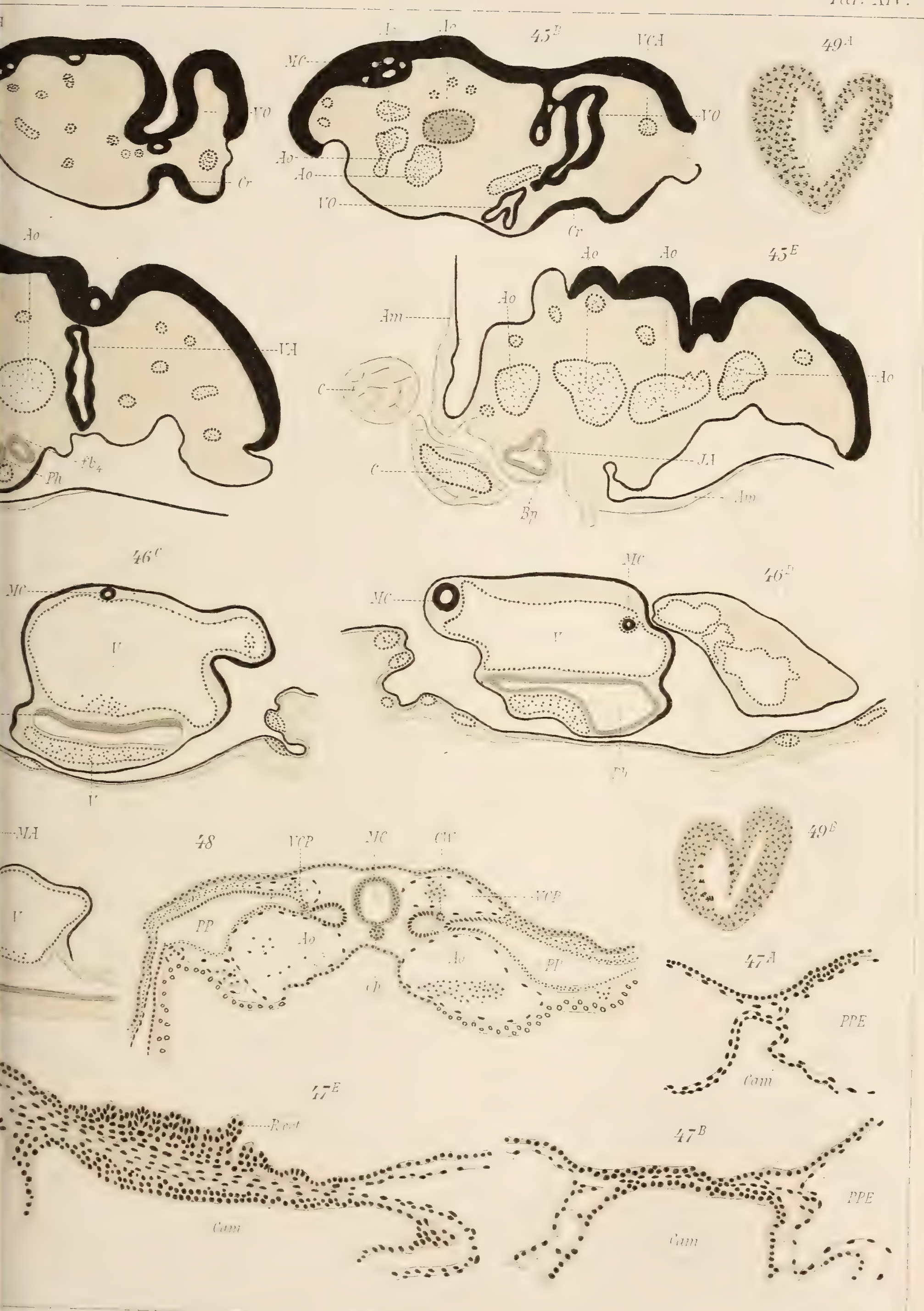


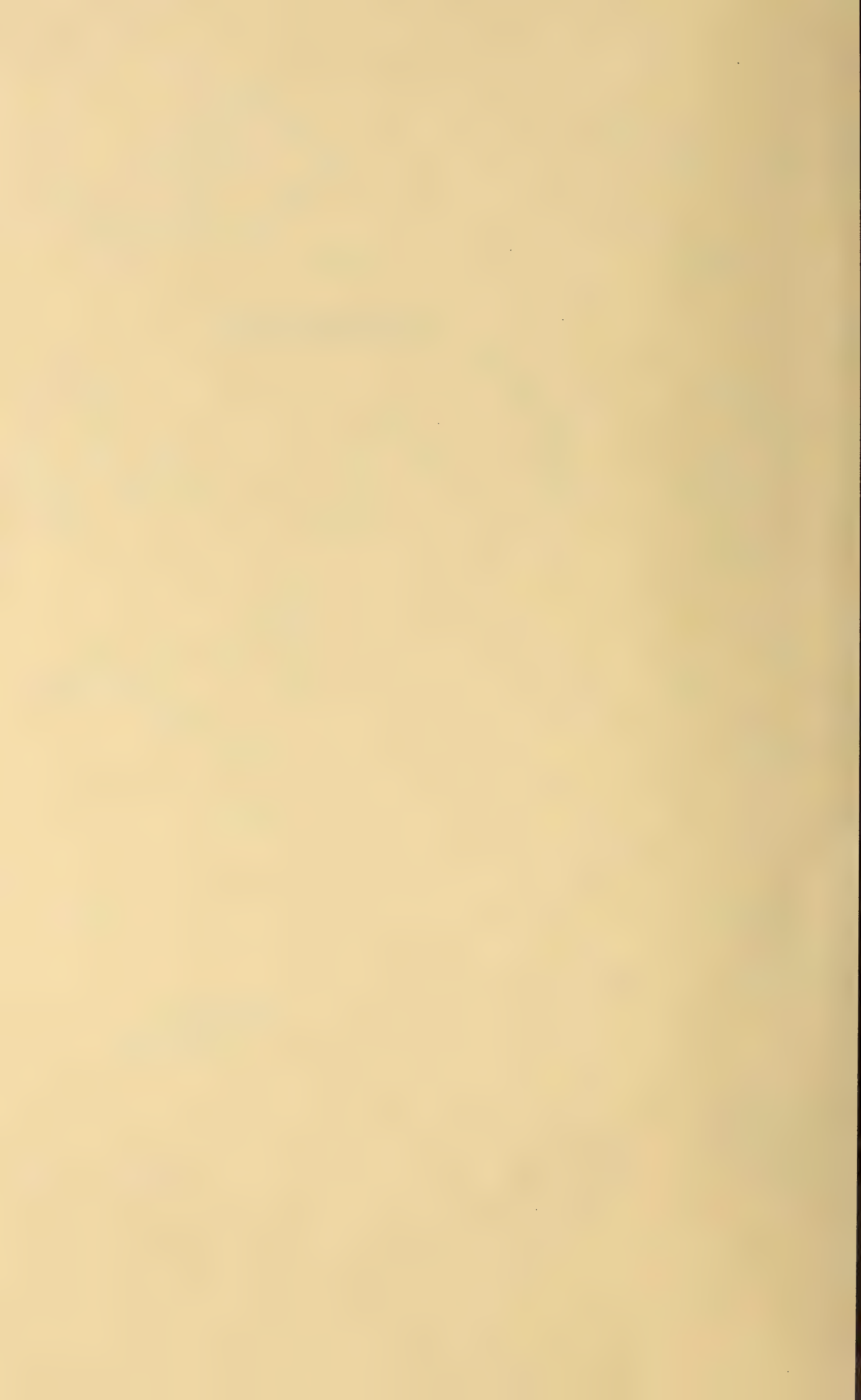


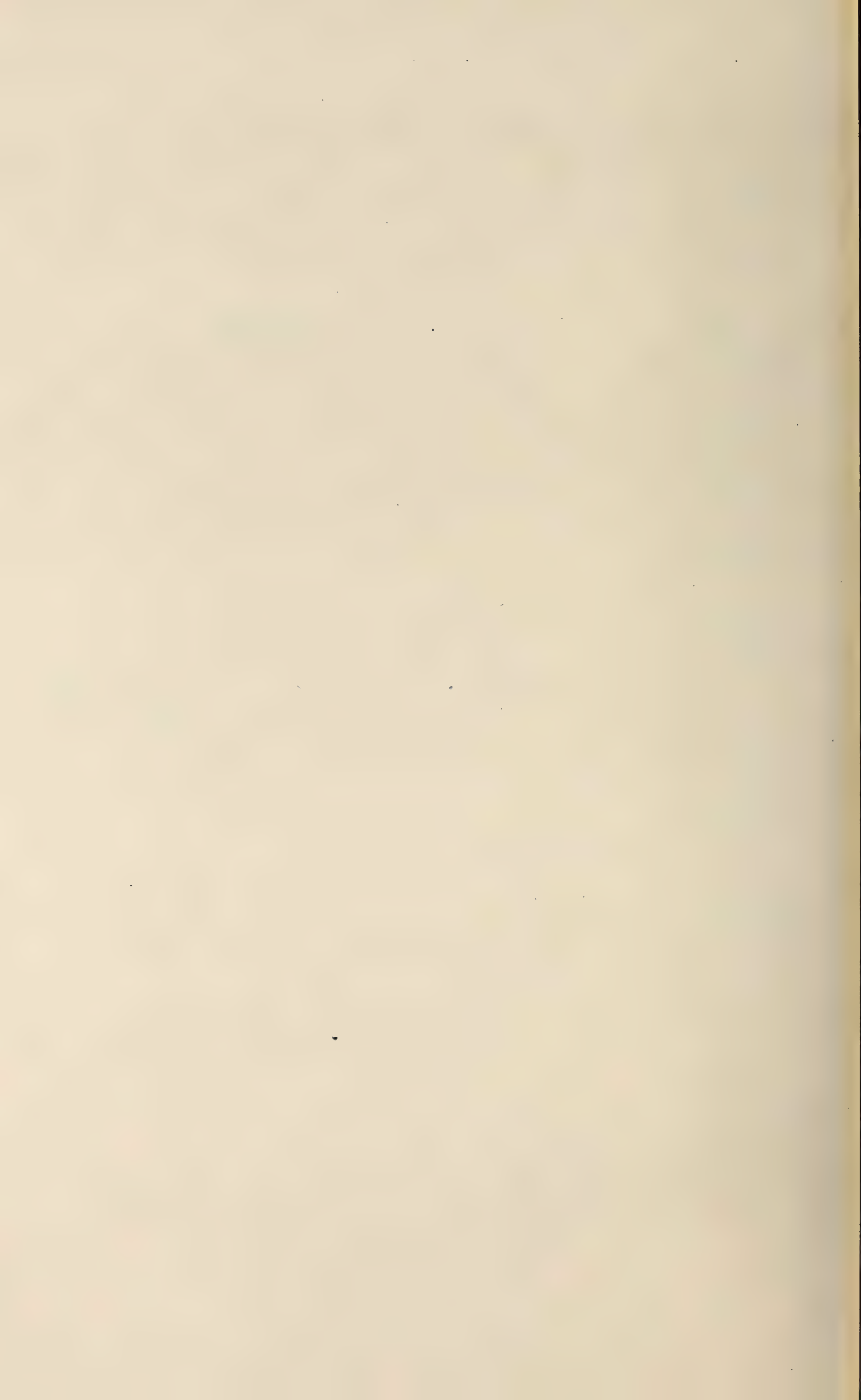


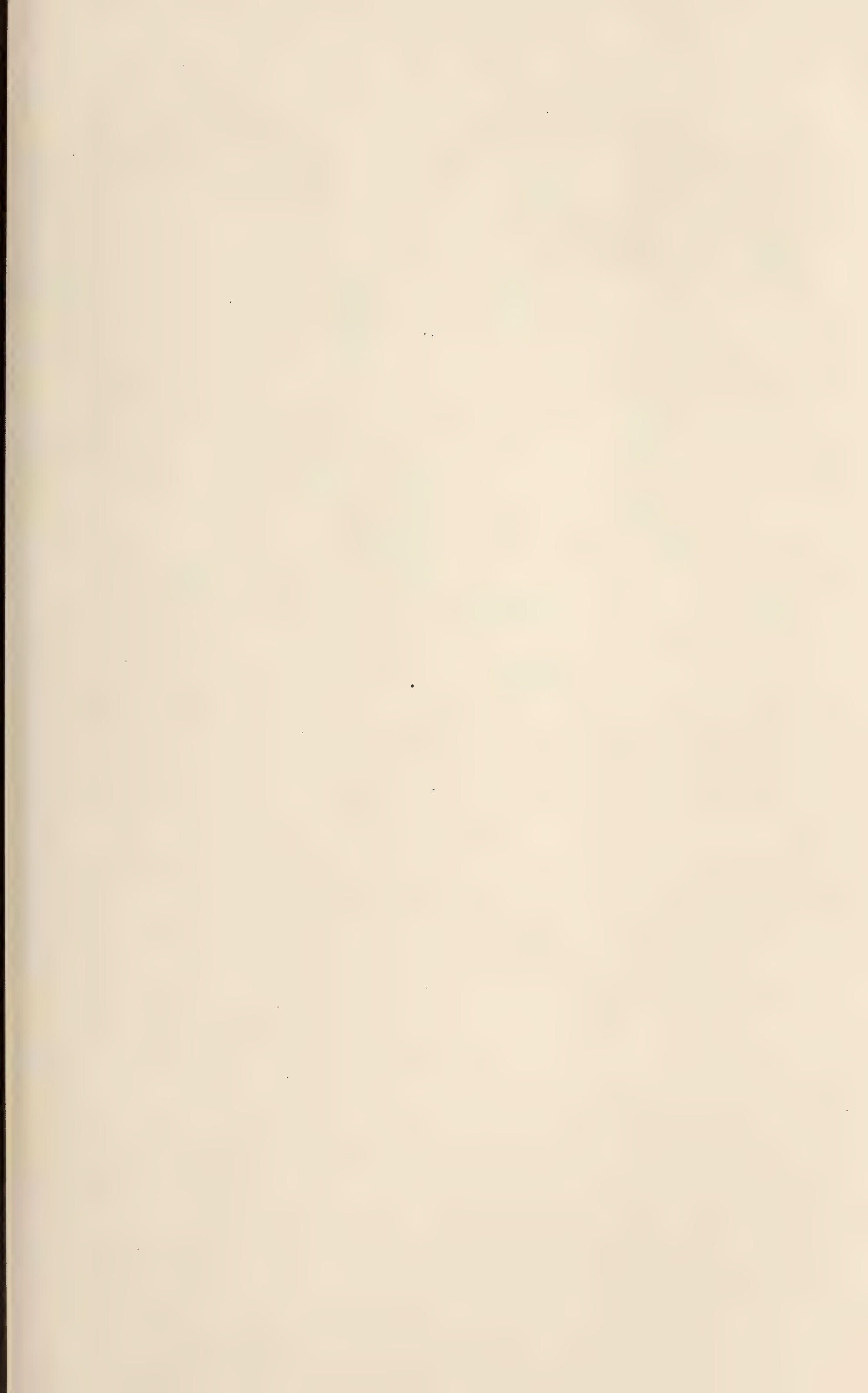


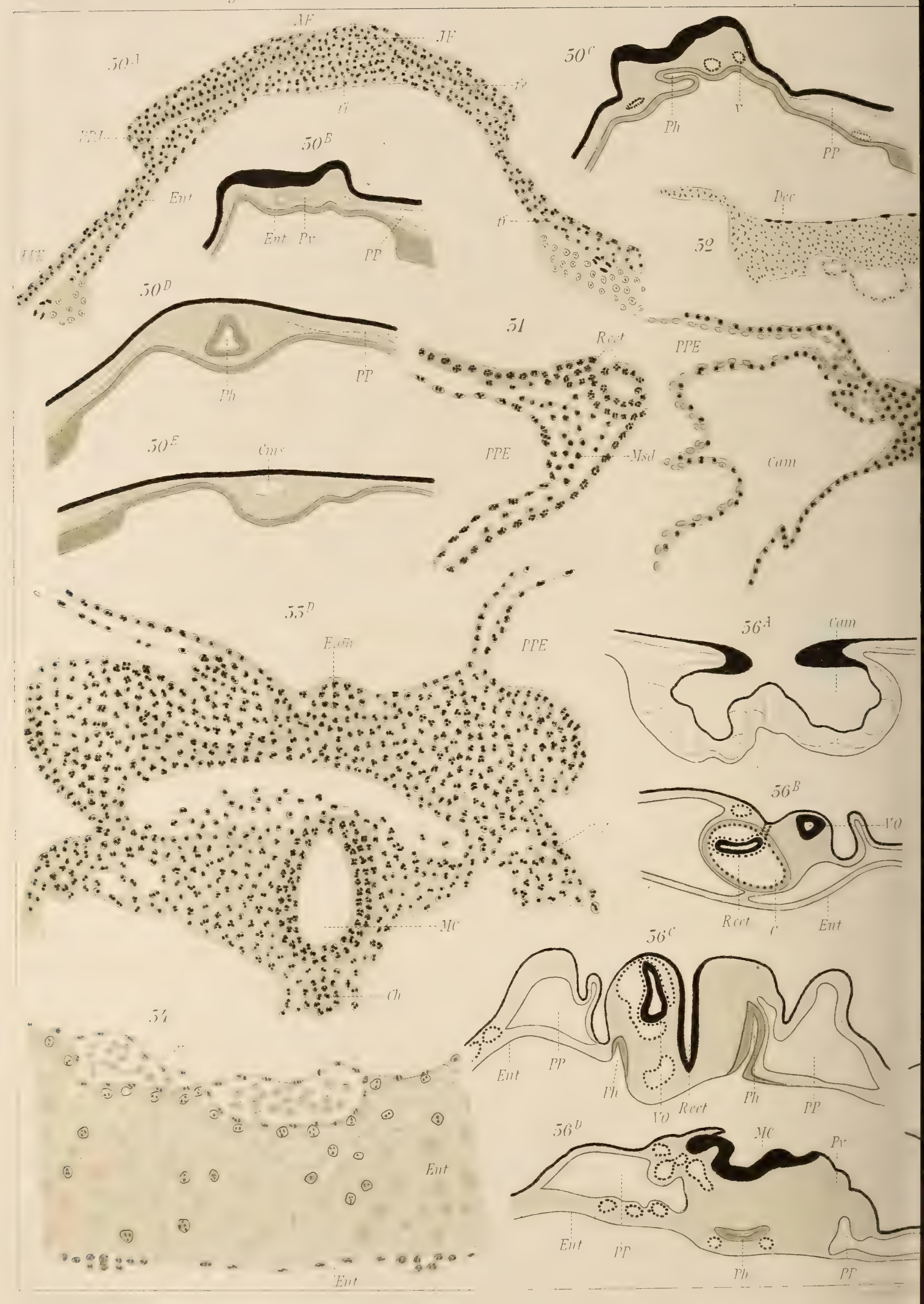
44D
Pv
Gn
MC
Pv
CW
Ao
Ch
Am
PPE
Ent
Ect
44E
MC
Pv
Pv
VCP
Ch
Ao
Am
45C
VA
Ao
VA
fb3
Ph
C5
Ao
Ao
C5
45F
Ch
Gn
MC
46A
V
46B
Ch
Vo
Cr
V
46E
Ch
V
MC
n
C
Ph
46F
MC
V
PP
Ch
Aom
47C
PPE
Cam
Rect
47D
Rect
Cam
47F
PPE
PPE
Cam

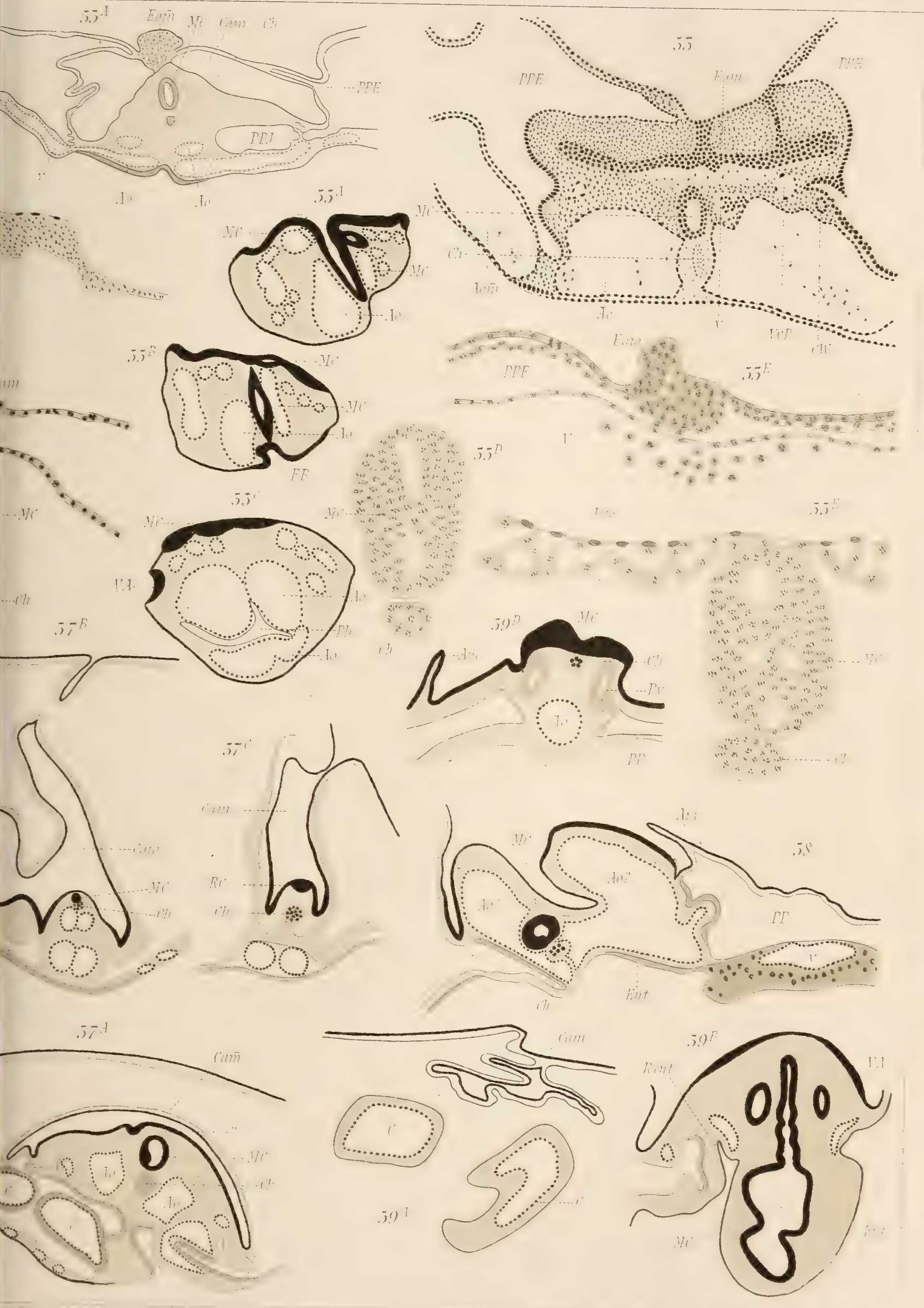




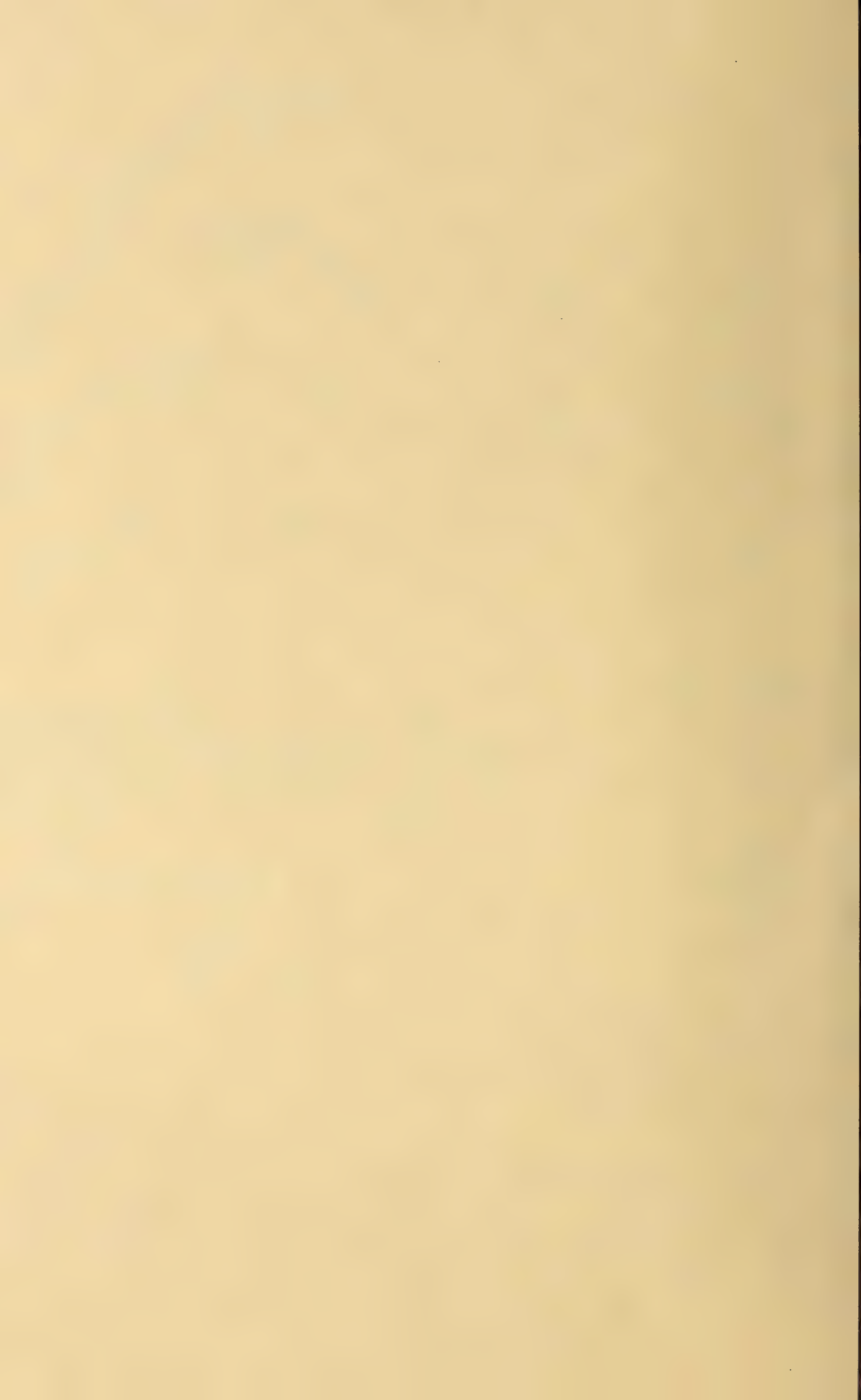


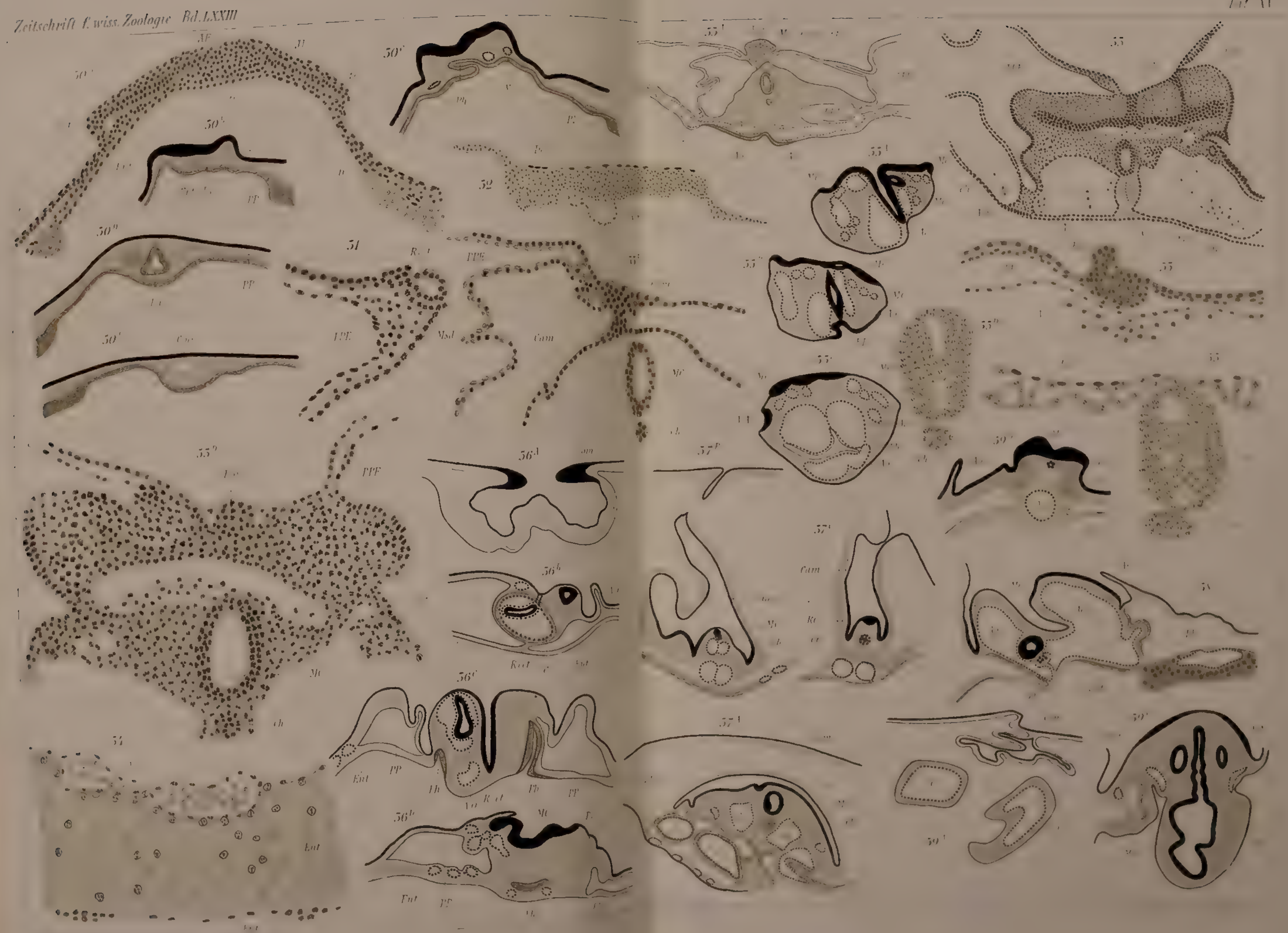


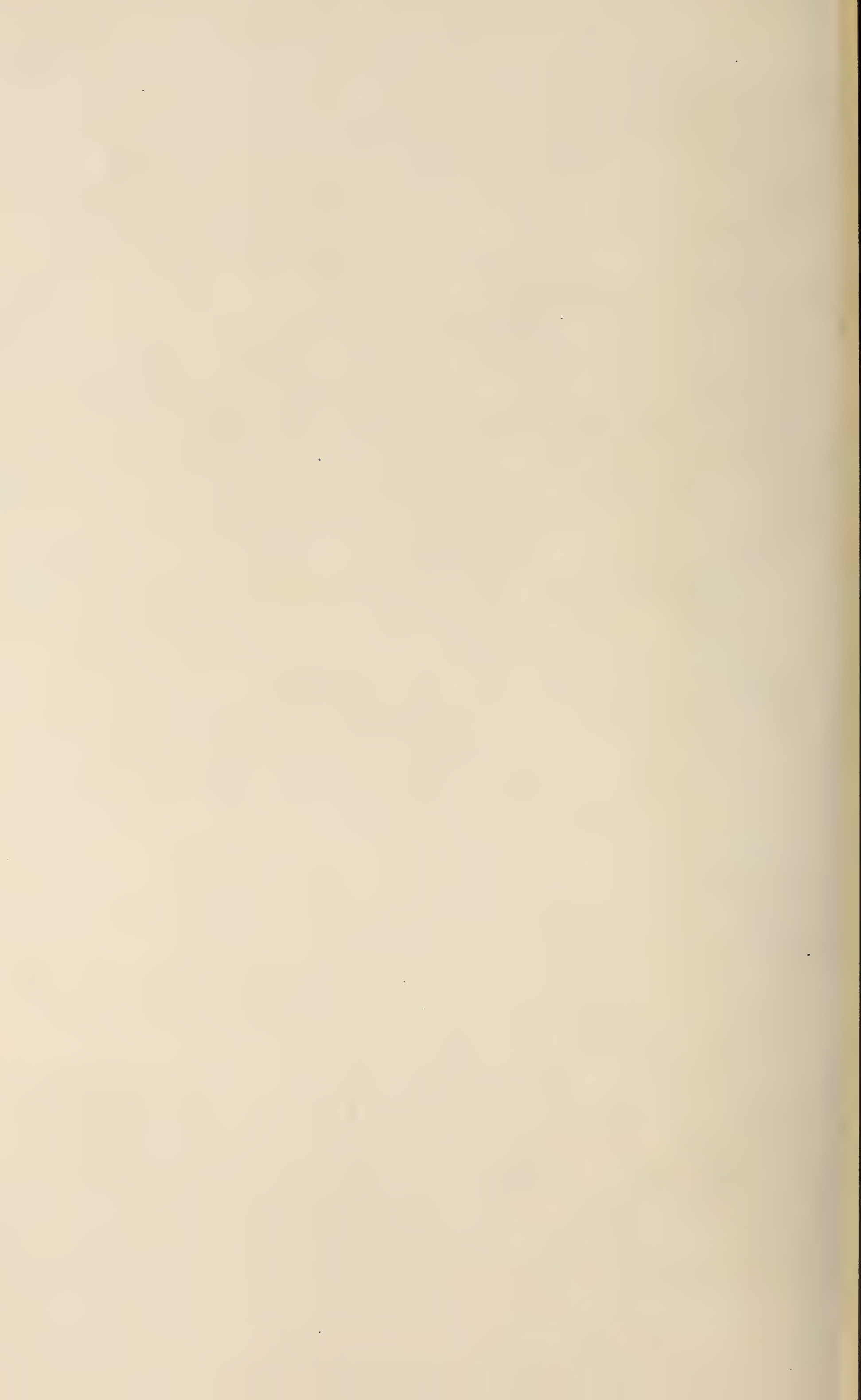

50A
50B
50C
50D
50E
51
52
53D
54
56A
56B
56C
56D
Ent
Pv
PP
Ph
PPE
Rect
Msd
Cam
MC
Ch
VO
Dec

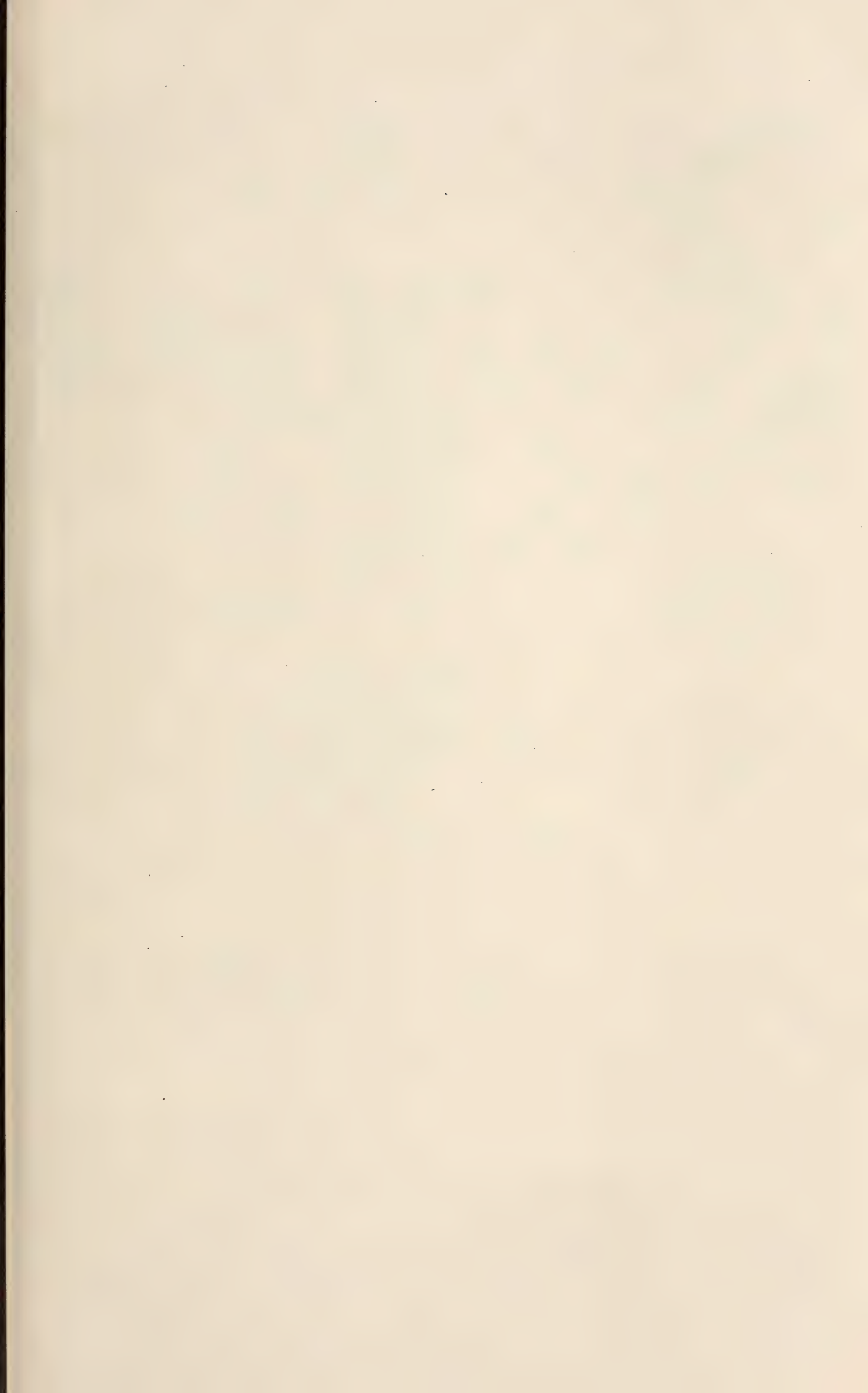


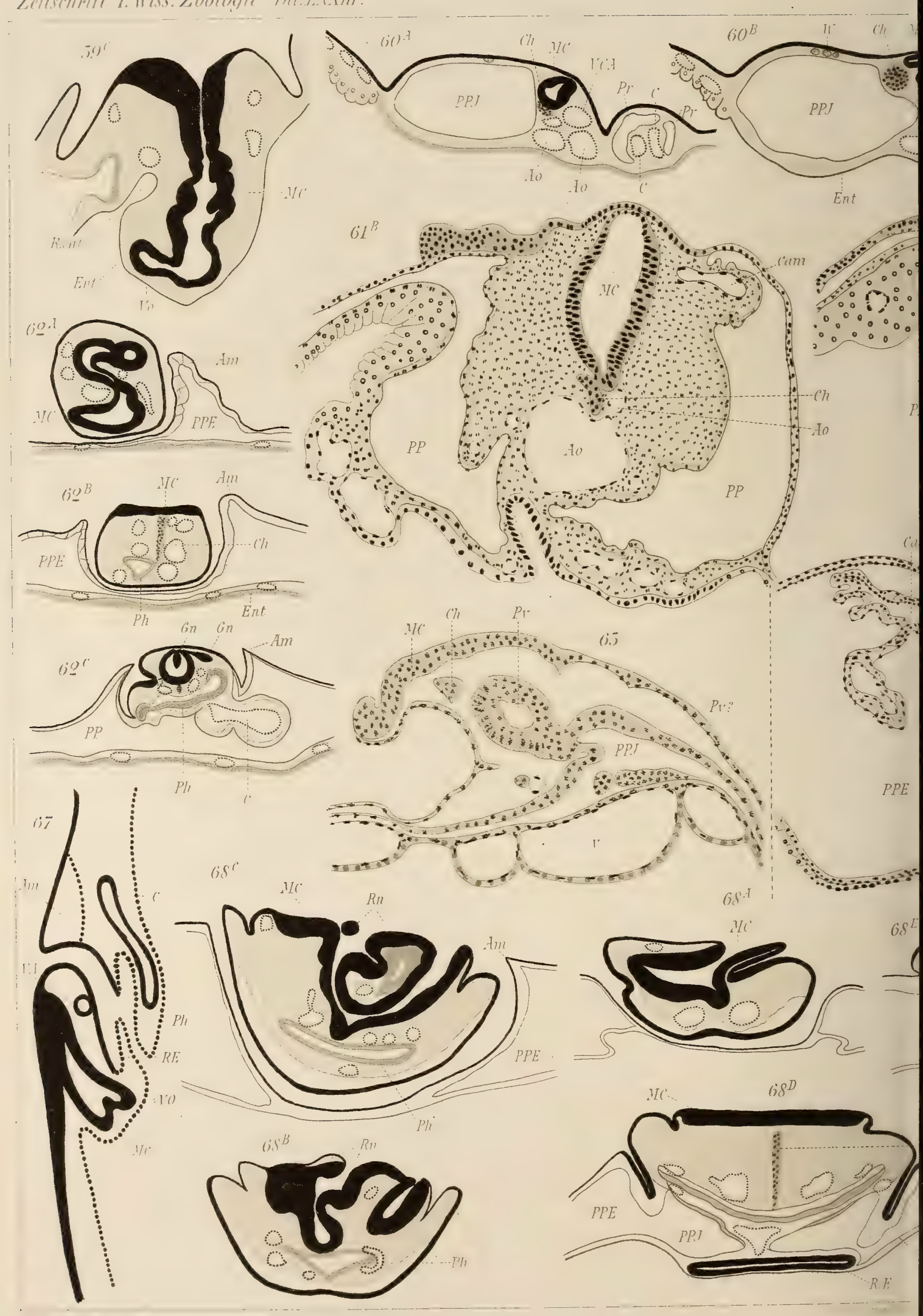
55
PPE
Eam
Mc
Ch
Ao
V
VcP
cW
55^A
55^B
55^C
55^D
55^E
57^A
57^B
57^C
58
59^D
59^E
59^A
Cam
Rc
Pv
PP
Ent
VA
Ph



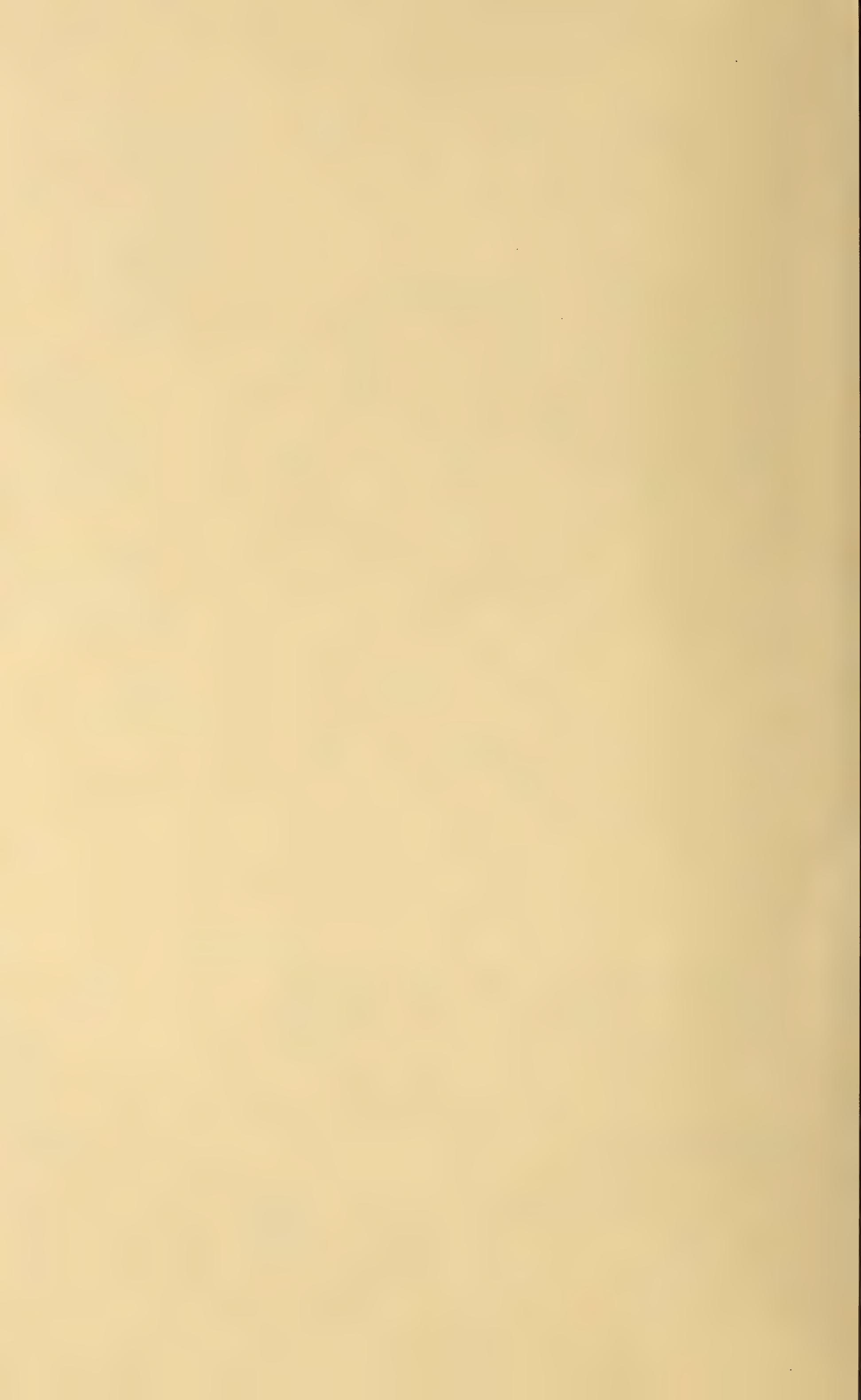


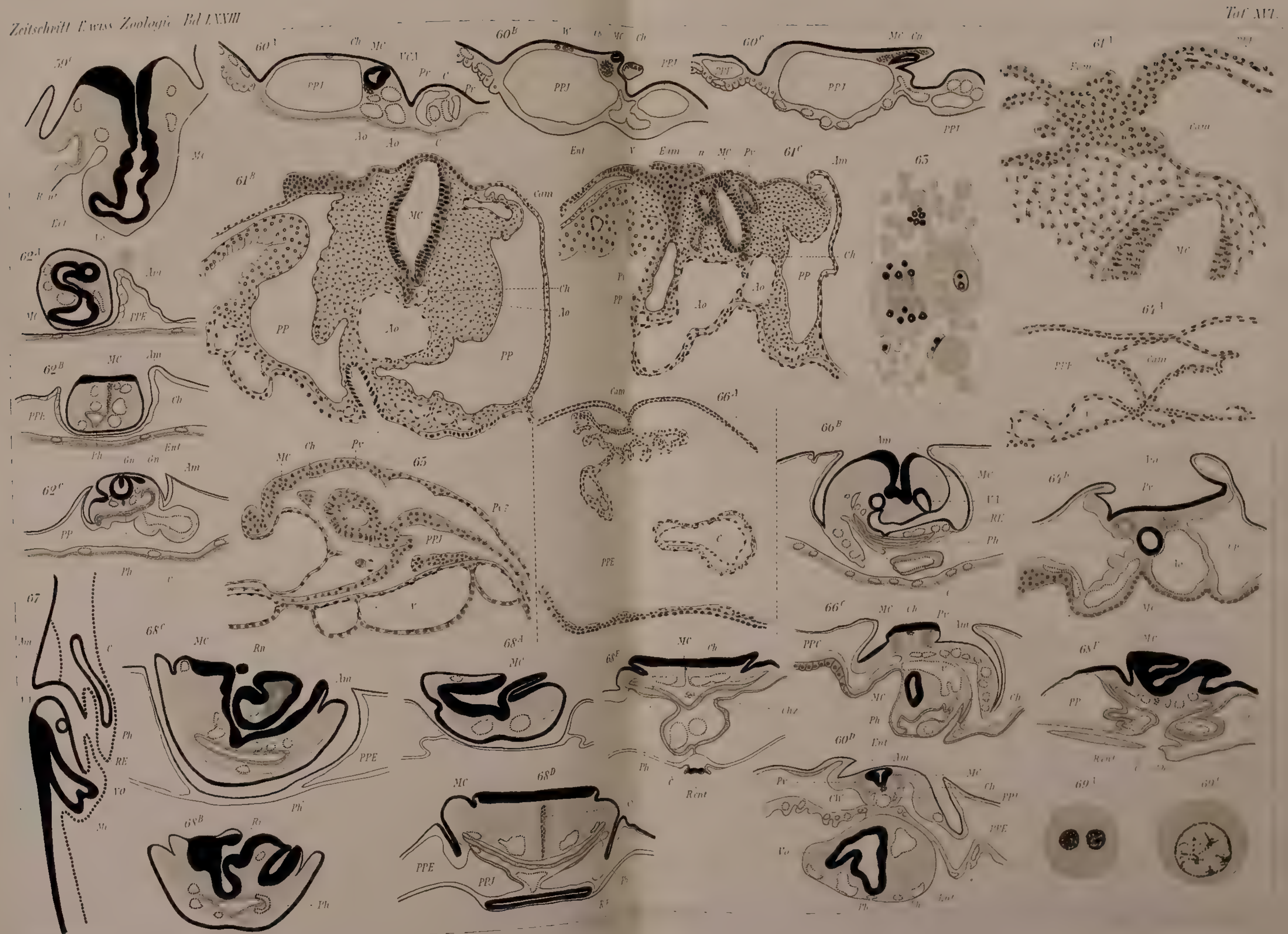


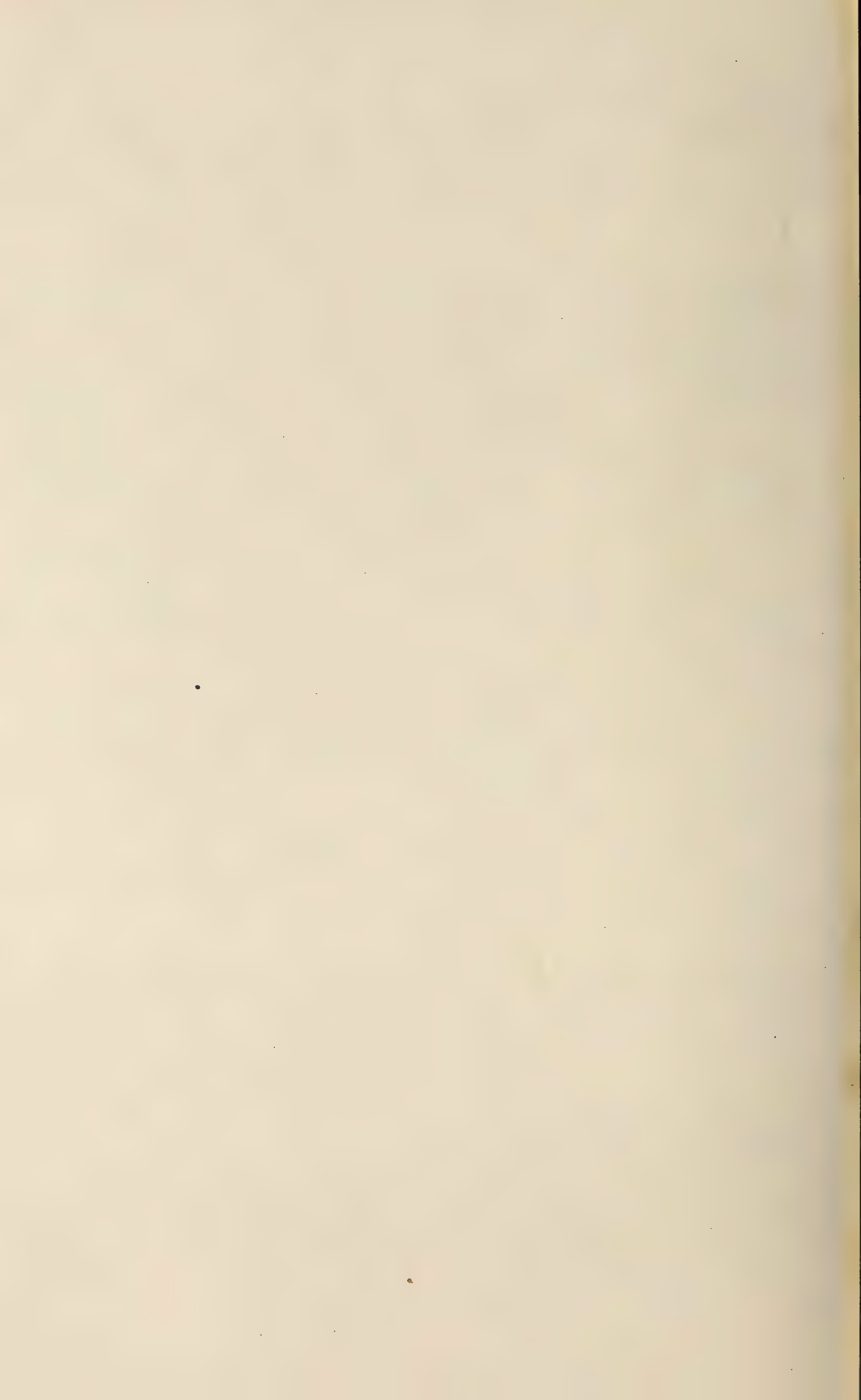


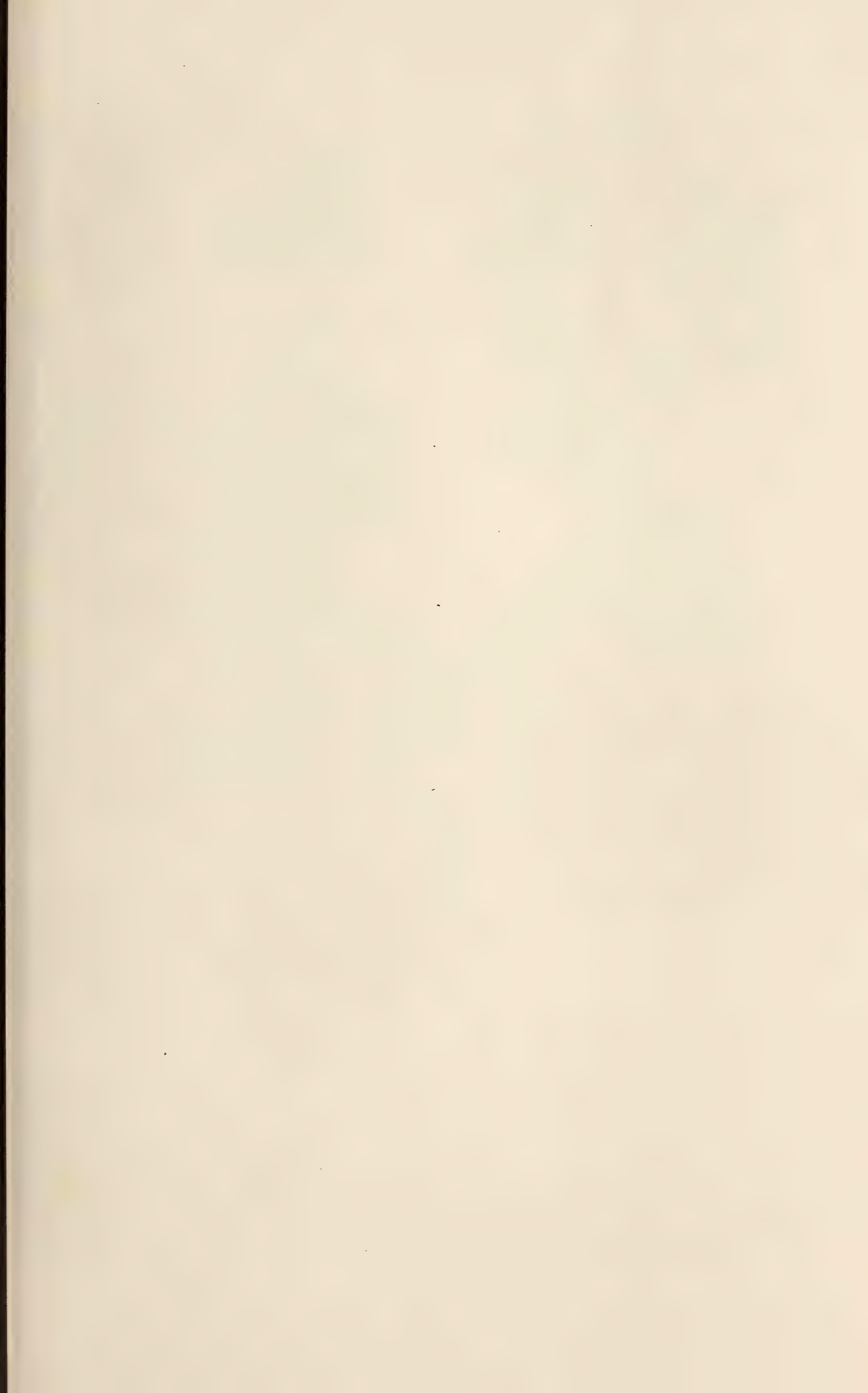

59C
MC
Rent
Ent
Vo
60A
Ch
MC
VCA
PPJ
Pr
C
Ao
60B
W
Ch
PPJ
Ent
61B
Cam
MC
Ch
Ao
PP
62A
Am
MC
PPE
62B
MC
Am
Ch
PPE
Ph
Ent
62C
Gn
Am
PP
Ph
C
Pv
Pv?
PPJ
V
67
Am
Ph
RE
VO
Mc
68C
Rn
PPE
68A
68B
68D
68E
PPJ
RE

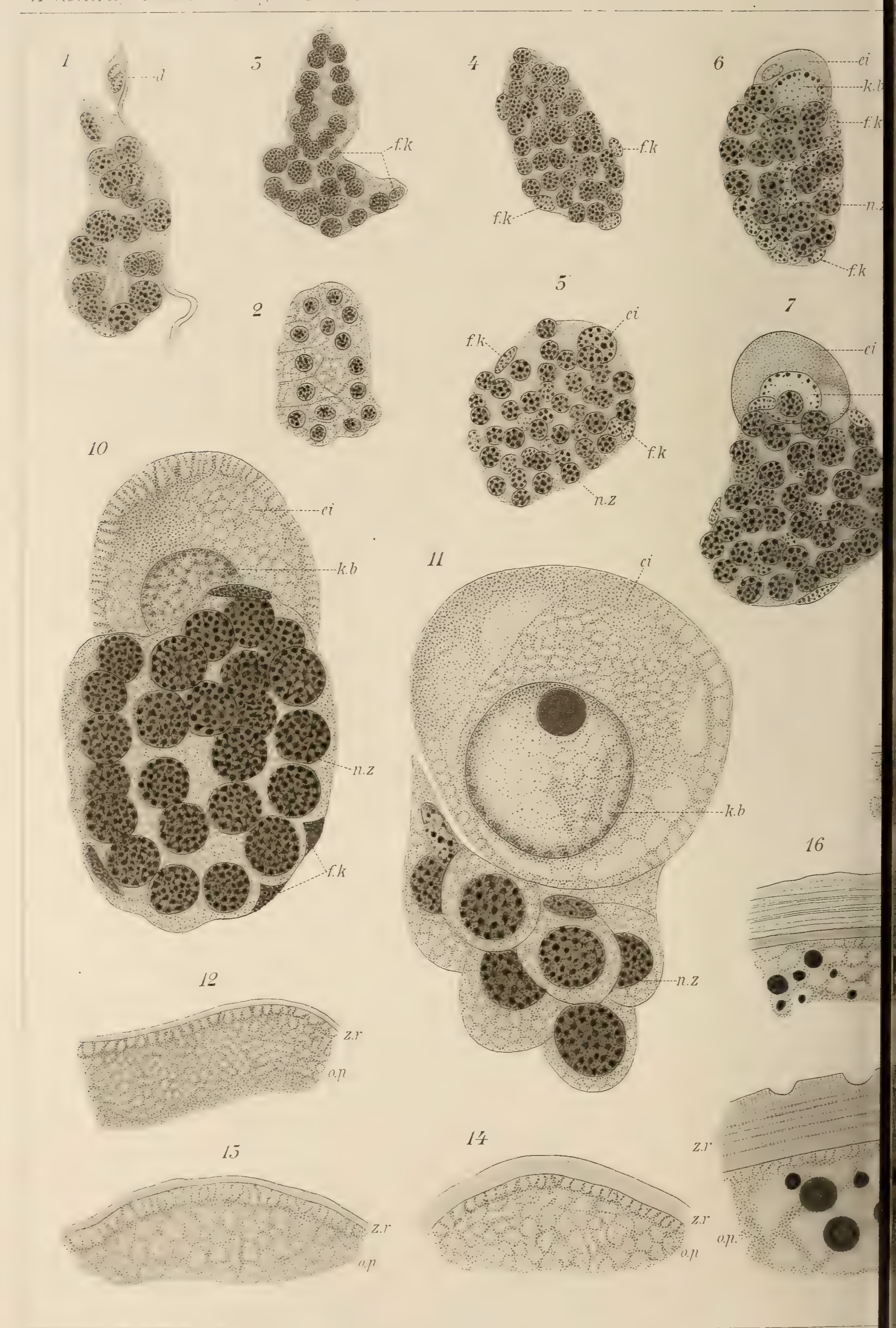

60^C
61^A
61^C
63
64^A
64^B
66^A
66^B
66^C
68^F
60^D
69^A
69^B
PPJ
PPE
MC
Ch
Eam
Cam
n
Pv
Am
Ao
PP
C
V1
RE
Ph
Chz
Rent
PPC
V
Ent
Cv
Vo

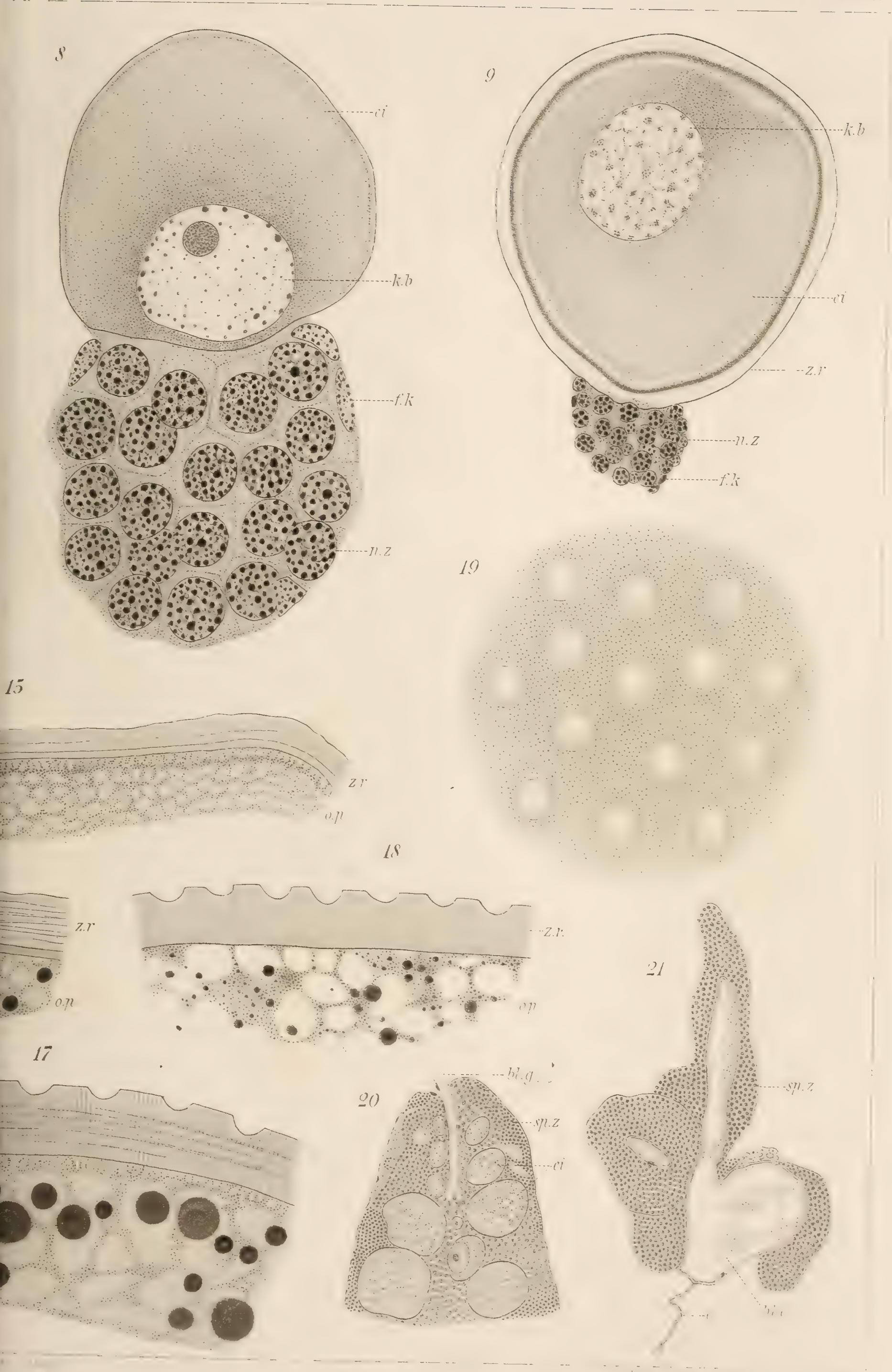


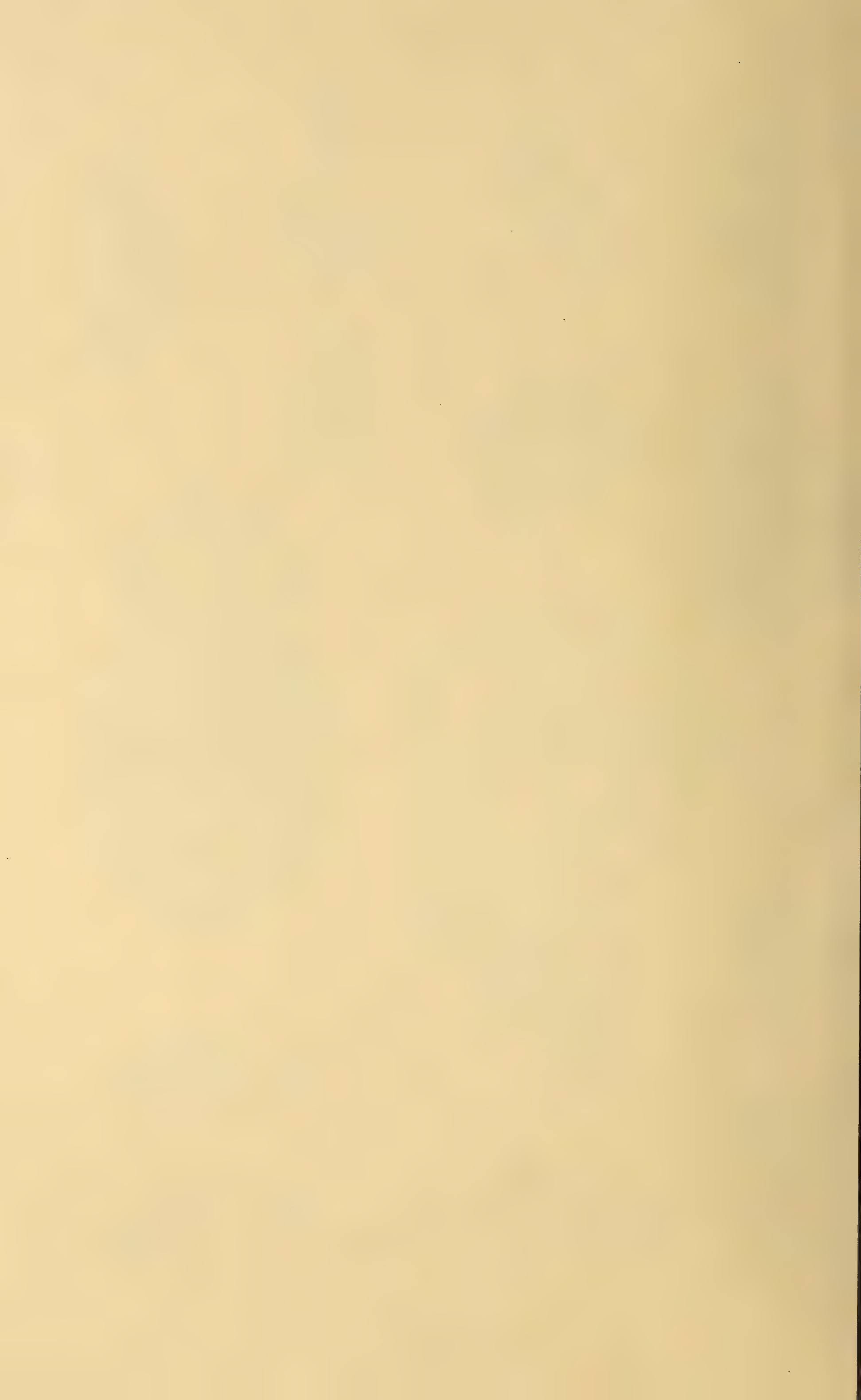

59C
60A
60B
60C
60D
61A
61B
61C
62A
62B
62C
63
64A
64B
65
66A
66B
66C
67
68A
68B
68C
68D
68E
68F
69A
69C

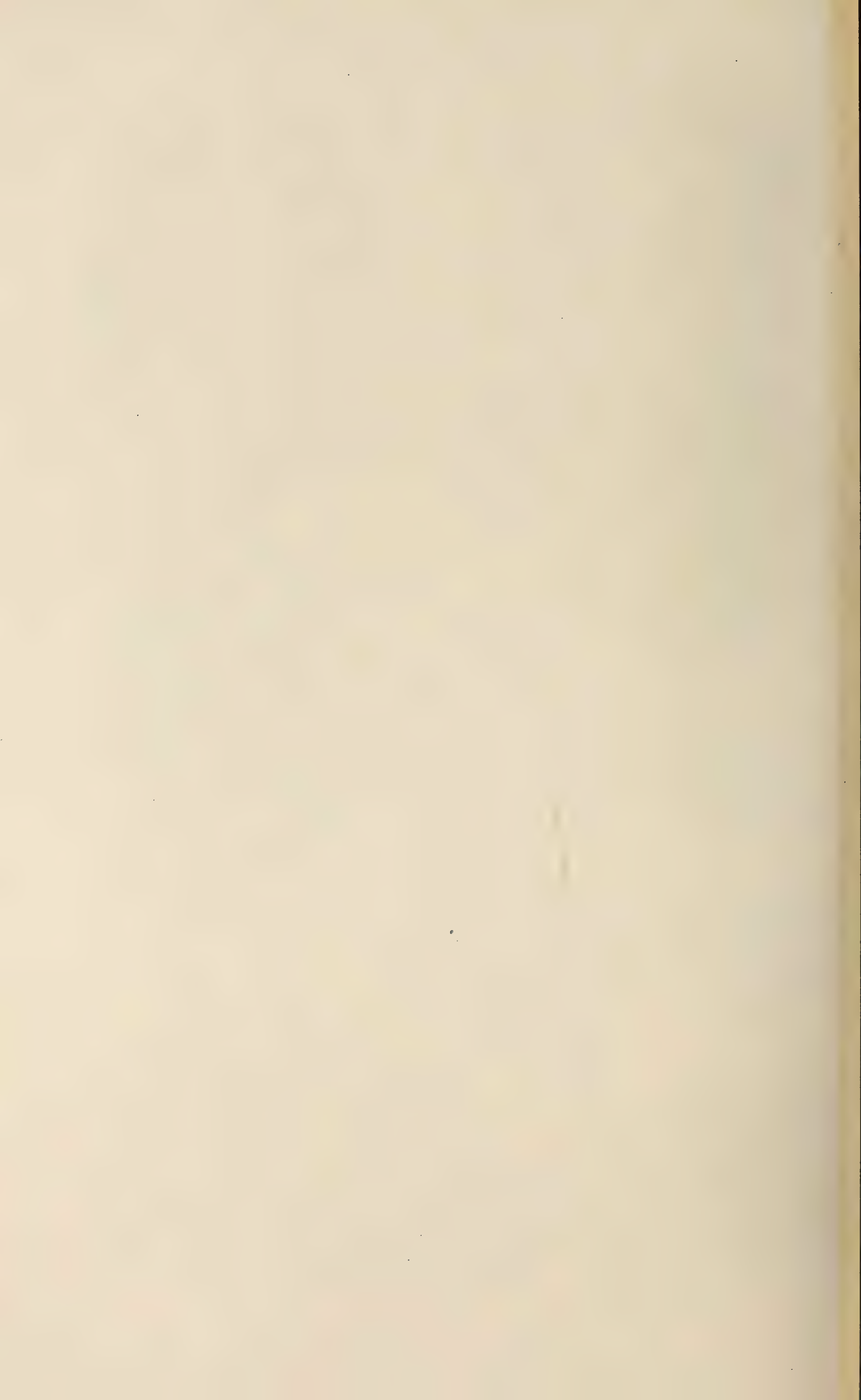


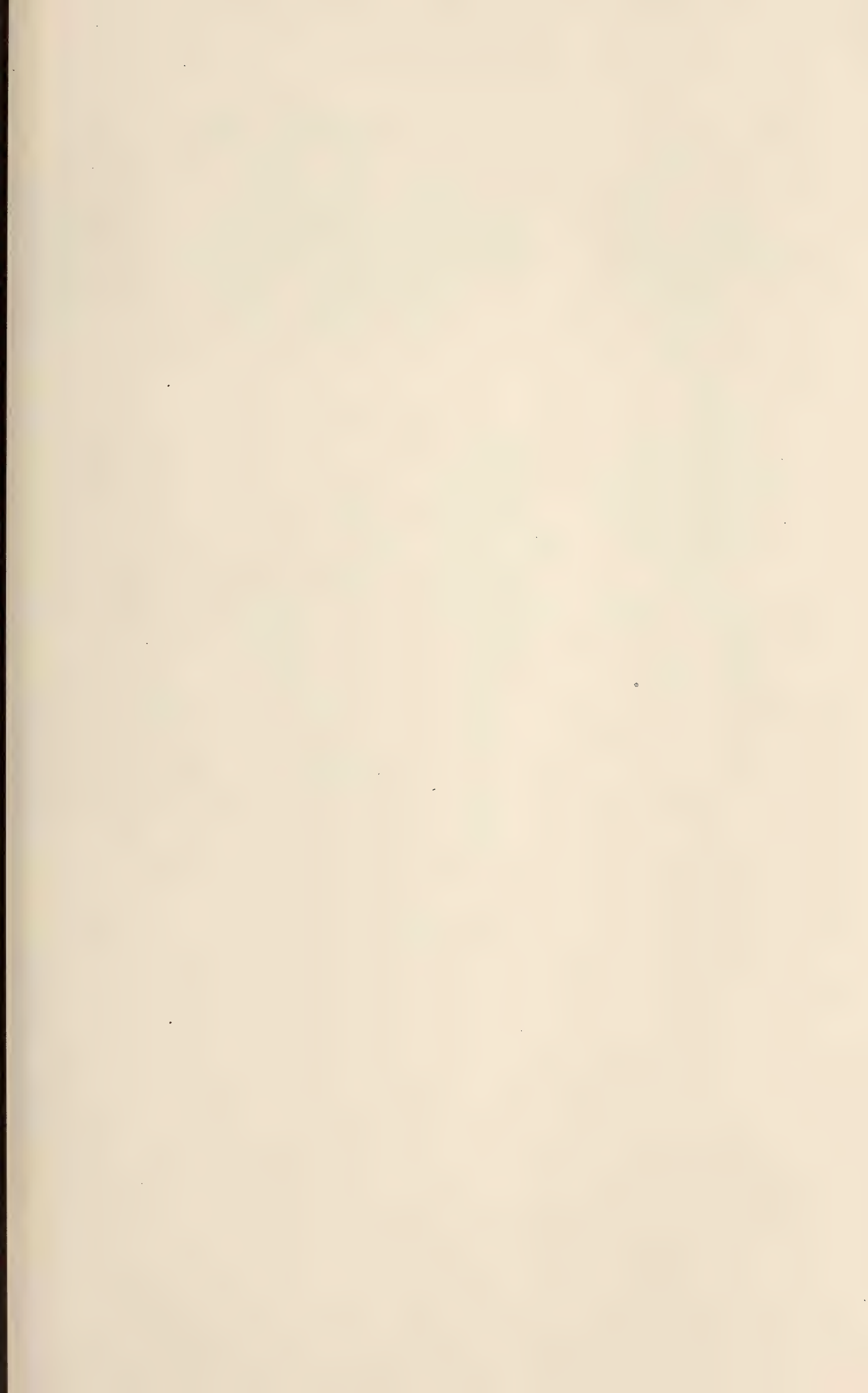


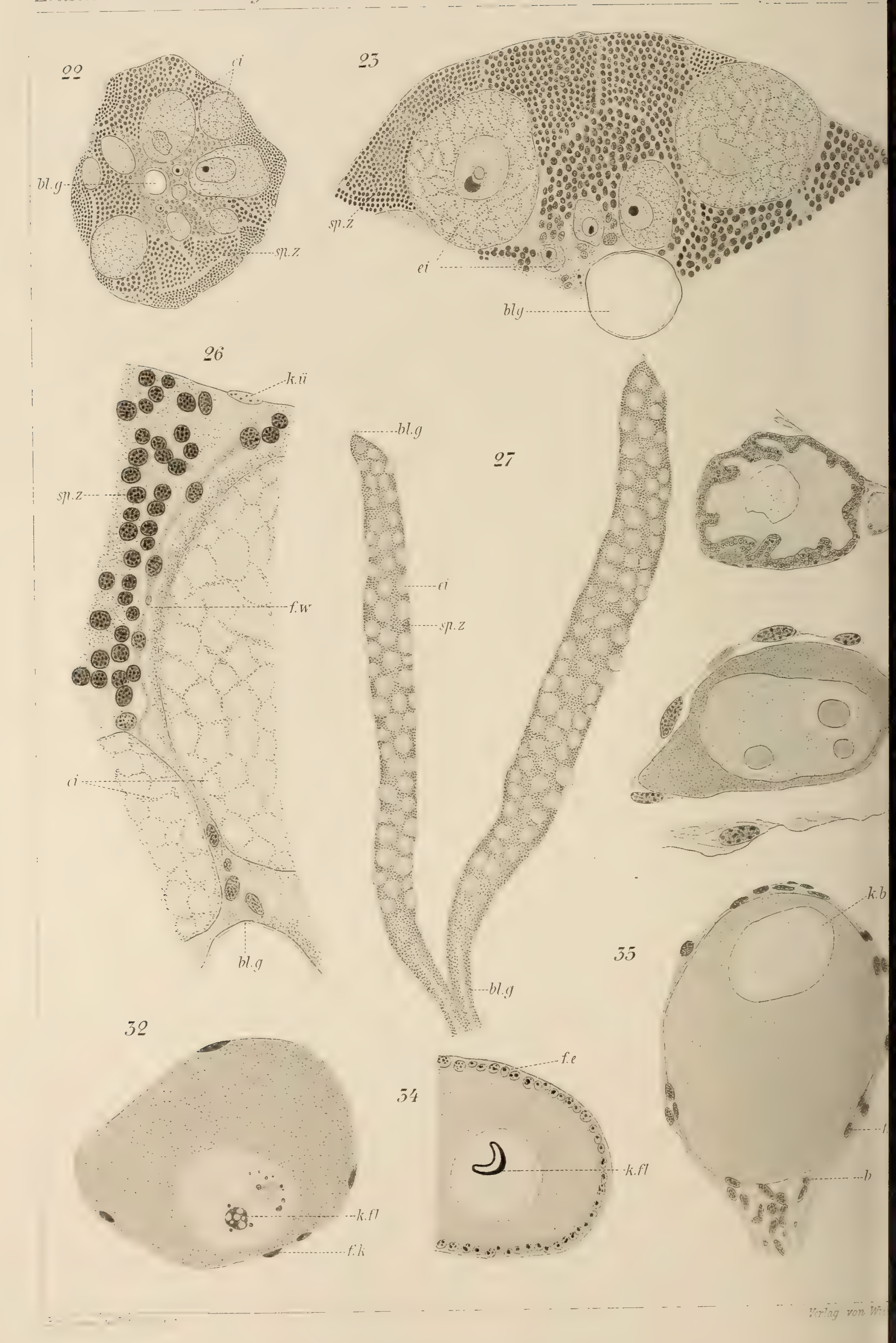

1
d
3
f.k
4
f.k
f.k
6
ci
k.b
f.k
n.z
f.k
2
5
f.k
ci
f.k
n.z
7
ci
10
ci
k.b
n.z
f.k
11
ci
k.b
n.z
16
12
z.r
o.p
13
z.r
o.p
14
z.r
o.p
z.r
o.p

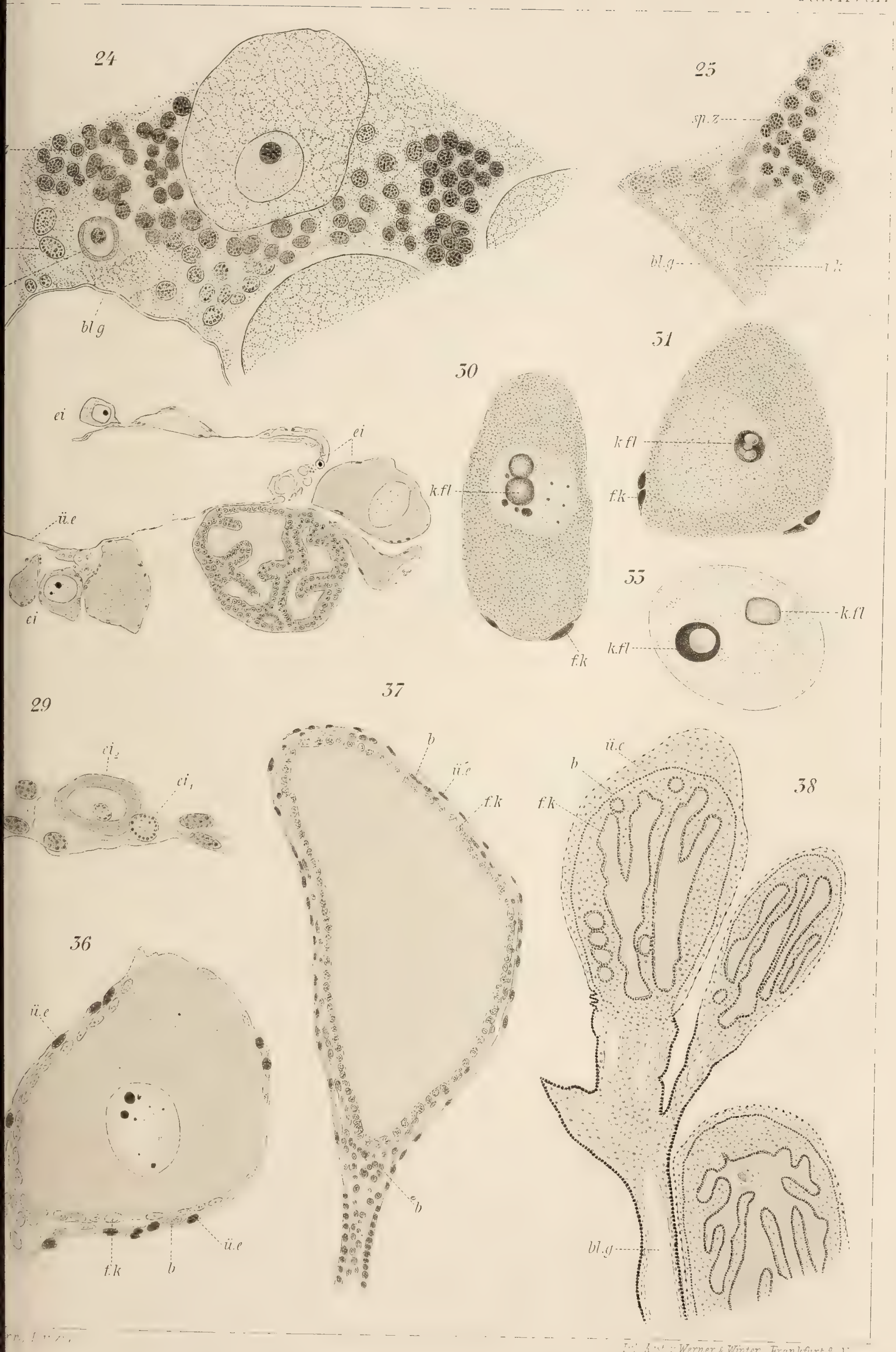

8
ci
k.b
f.k
n.z
9
k.b
ci
z.r
n.z
f.k
19
15
z.r
o.p
18
z.r
o.p
z.r.
o.p
17
20
bl.g
sp.z
ci
21
sp.z

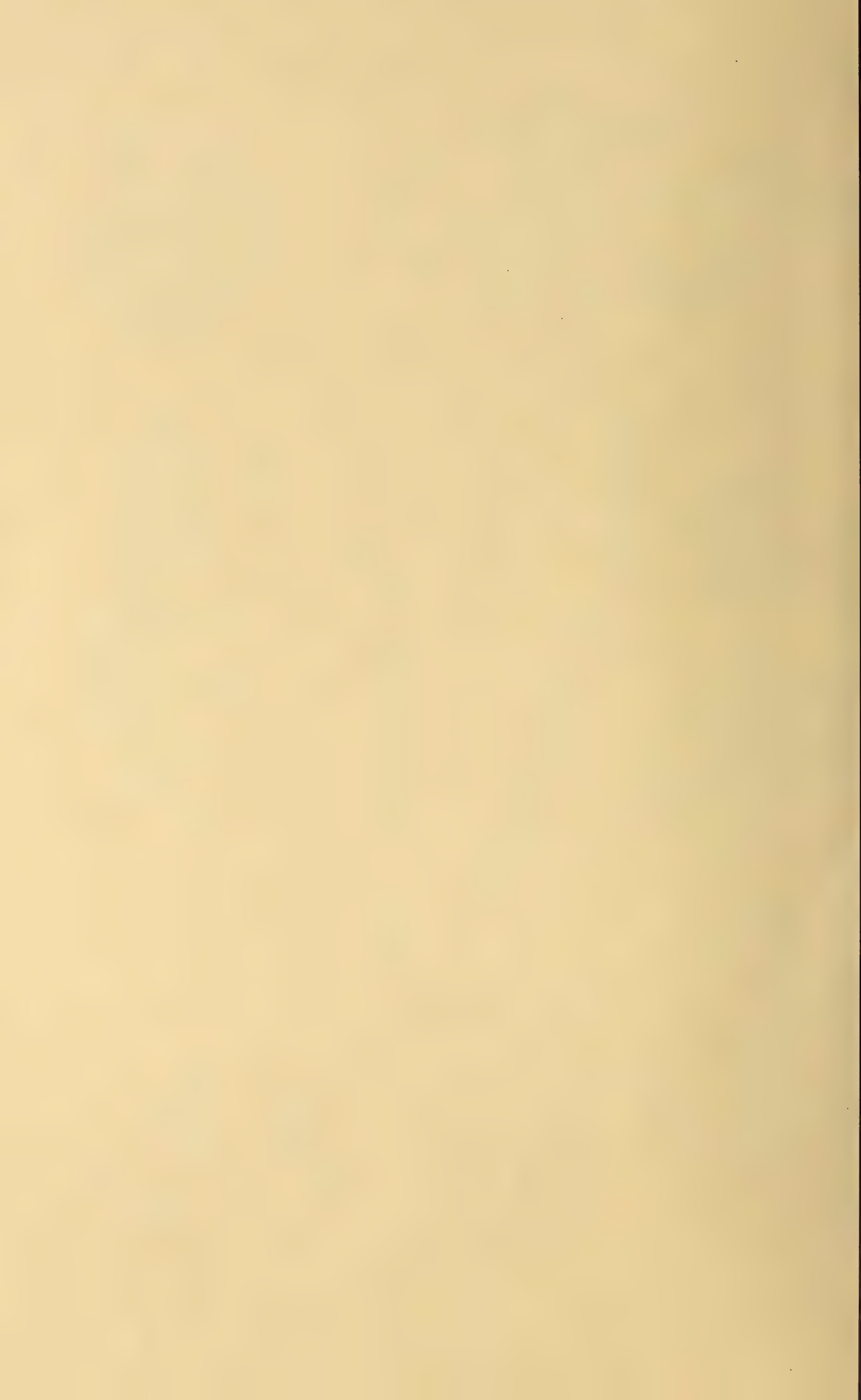


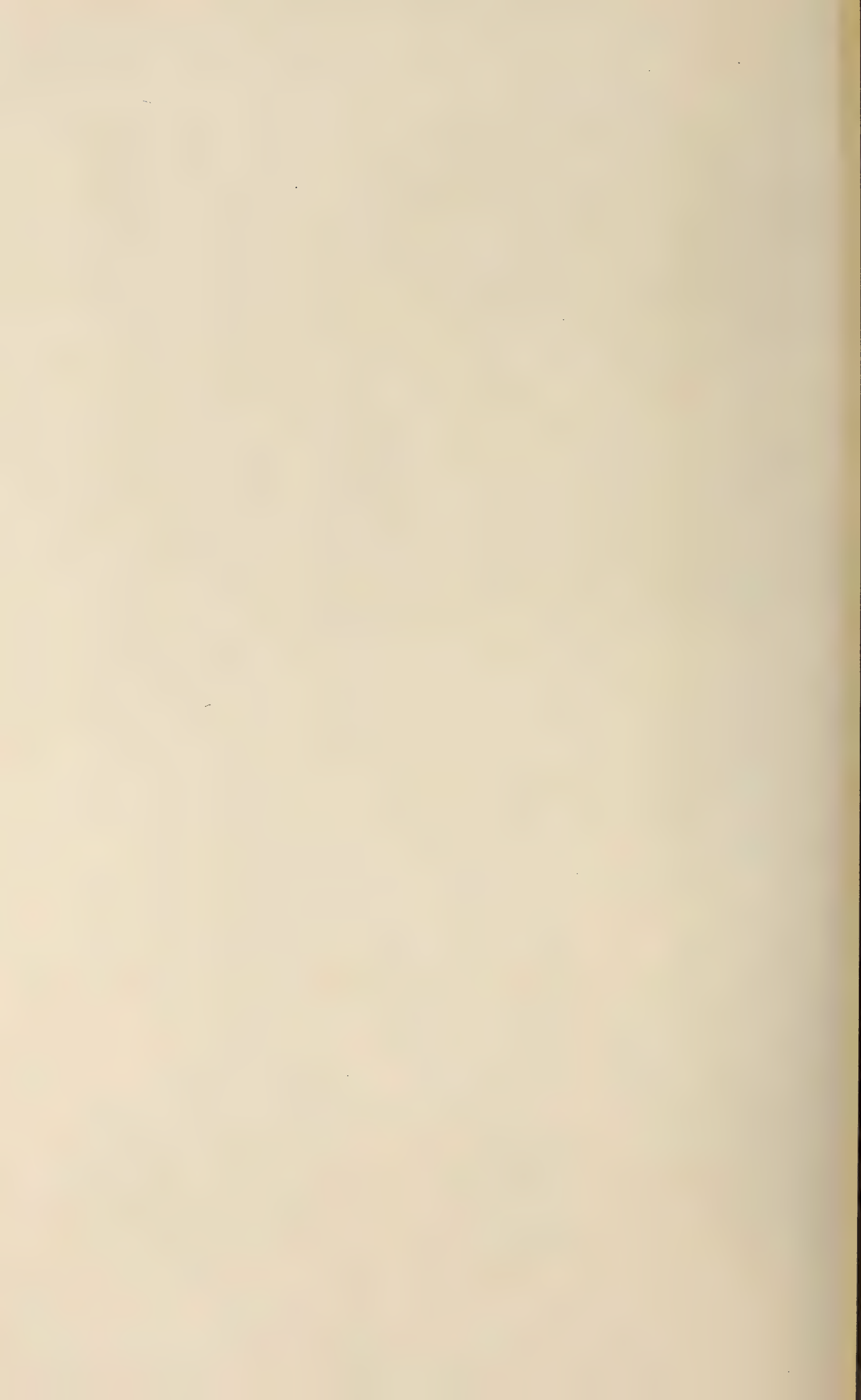


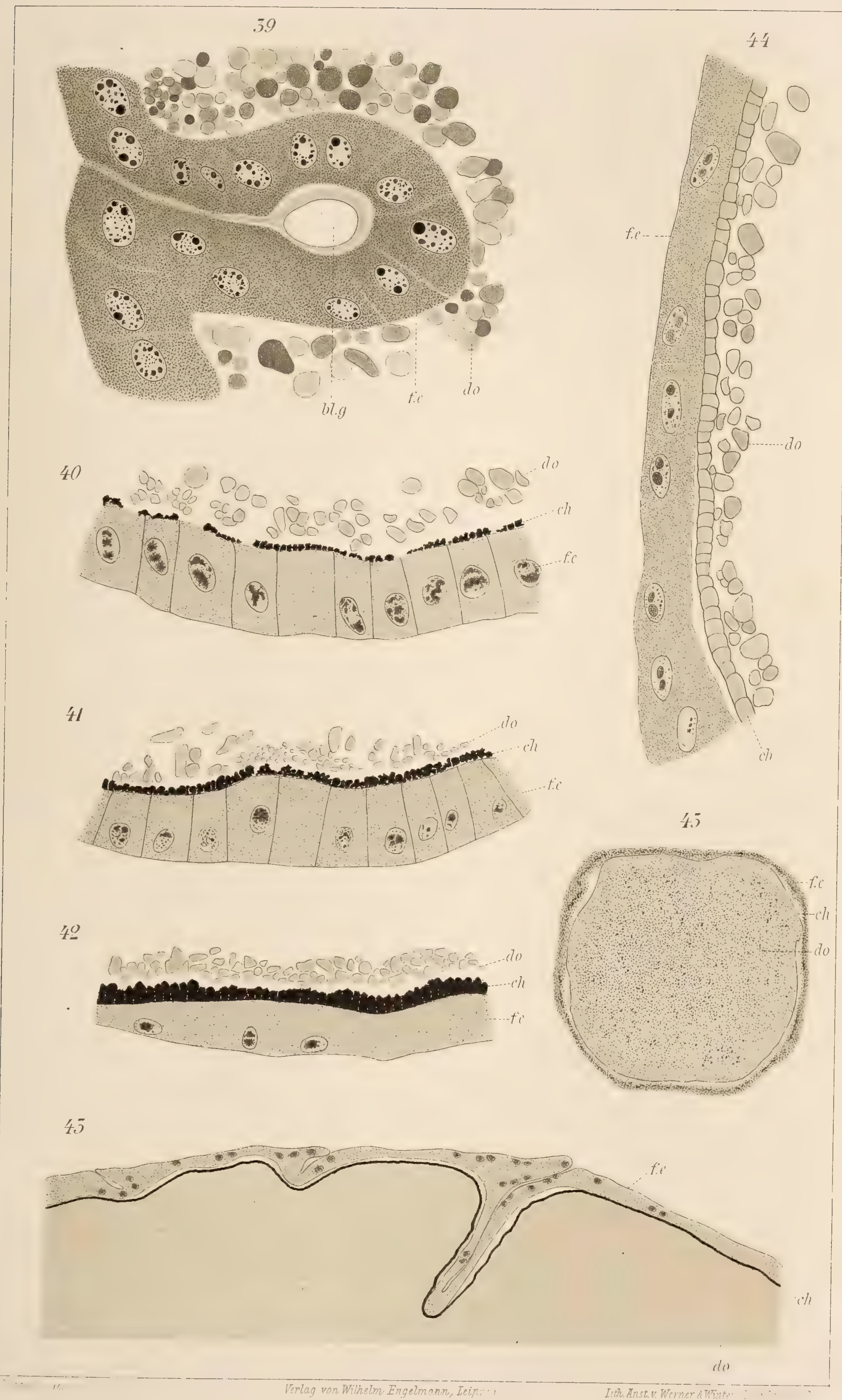



22
ei
bl.g
sp.z
23
sp.z
ei
blg
26
k.ü
sp.z
f.w
ei
bl.g
bl.g
27
ei
sp.z
bl.g
32
k.fl
f.k
34
f.e
k.fl
35
k.b
b

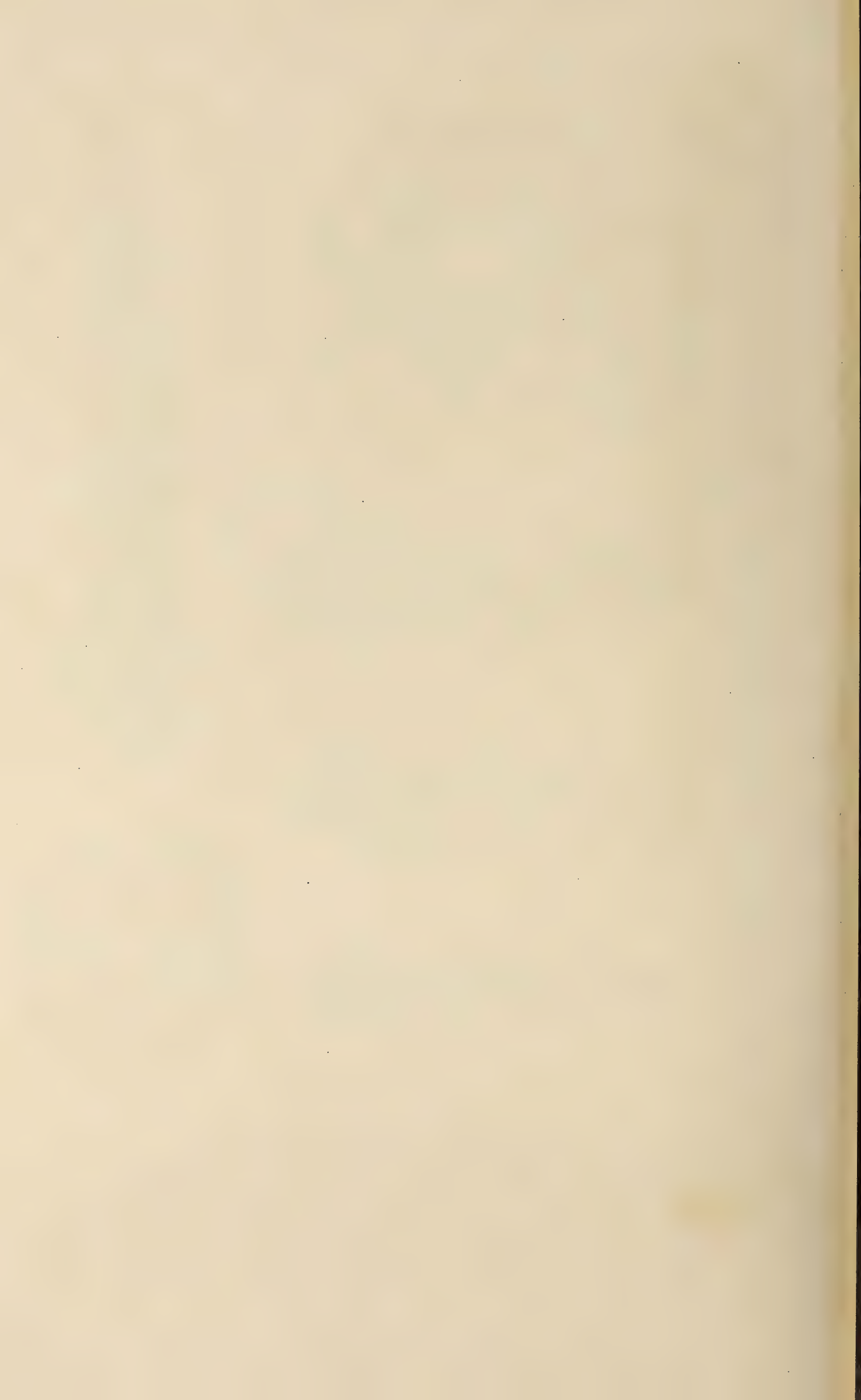

24
25
sp.z
bl.g
bl g
30
31
ei
ü.e
k.fl
f.k
33
29
37
ei₂
ei₁
b
f.k
ü.c
38
36
ü.e
bl.g

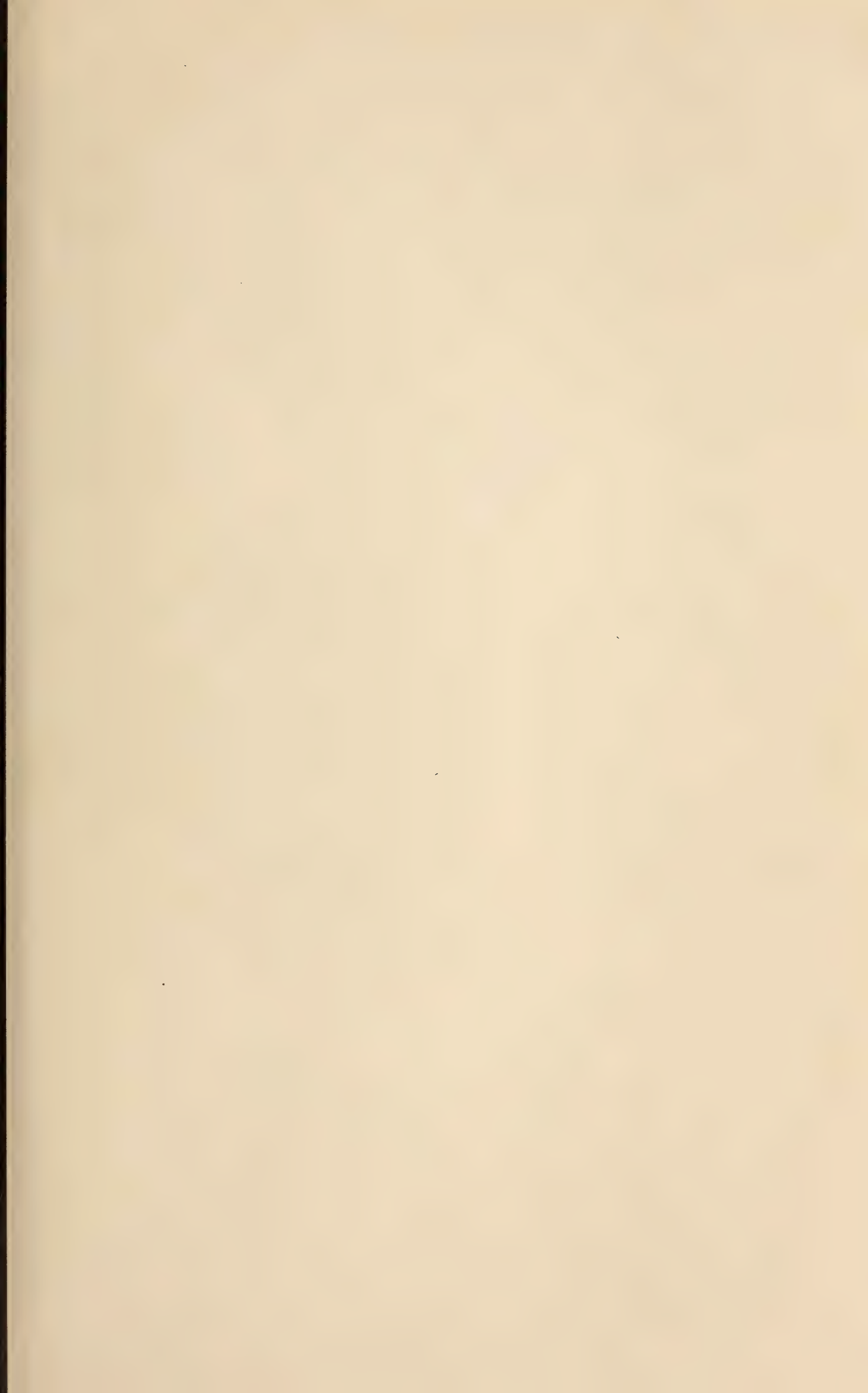


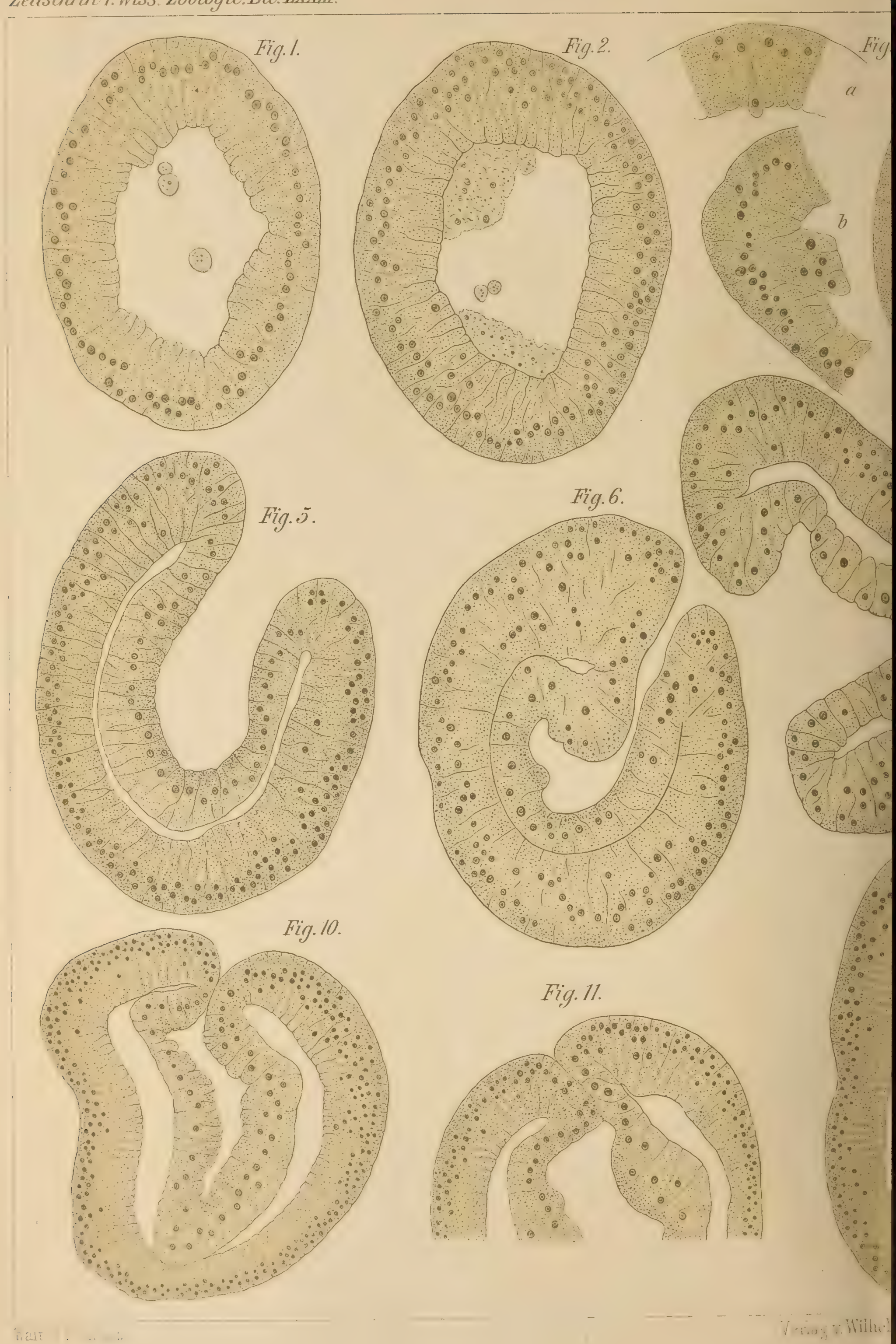




Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig
Lith. Anst. v. Werner & Winter

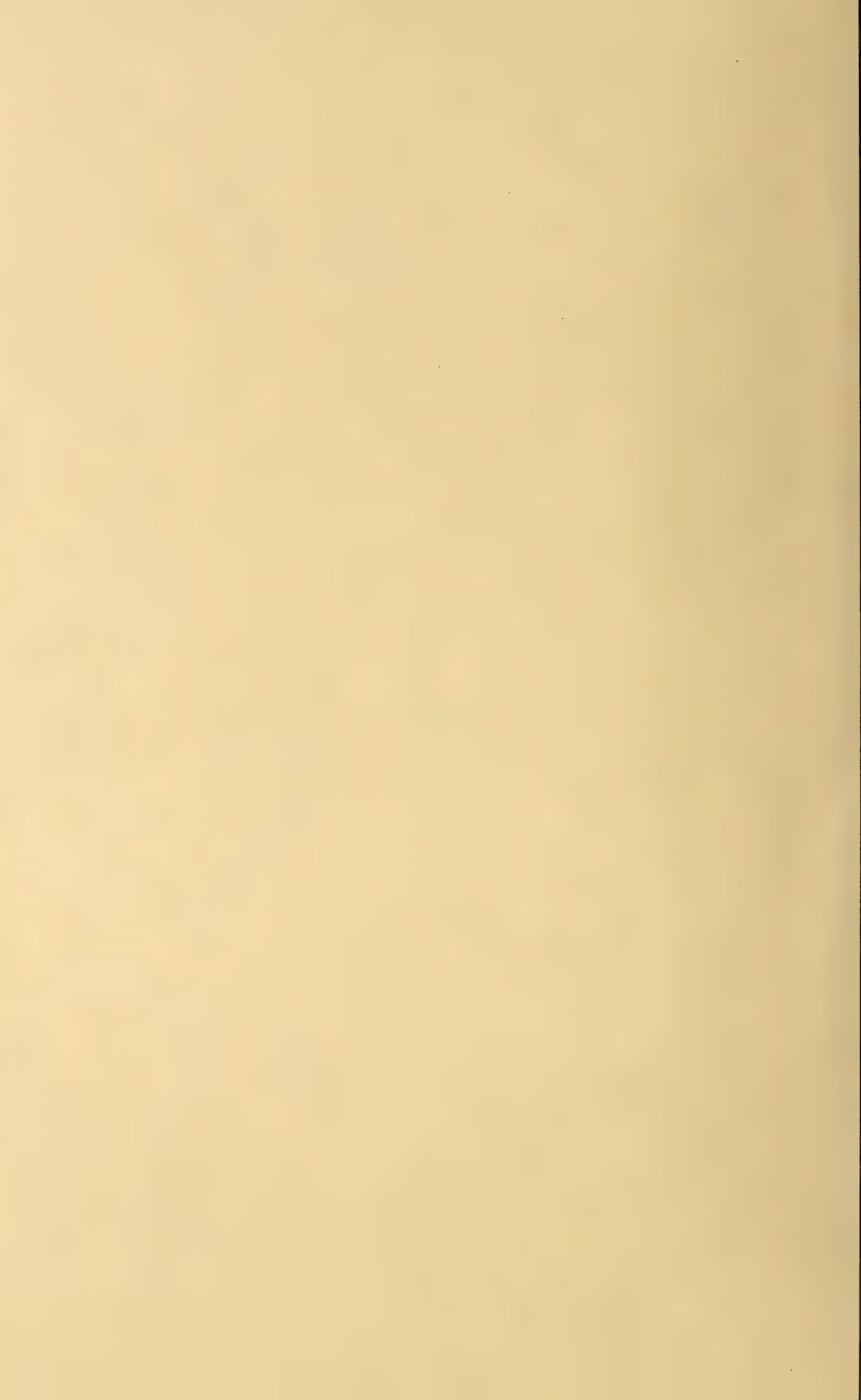


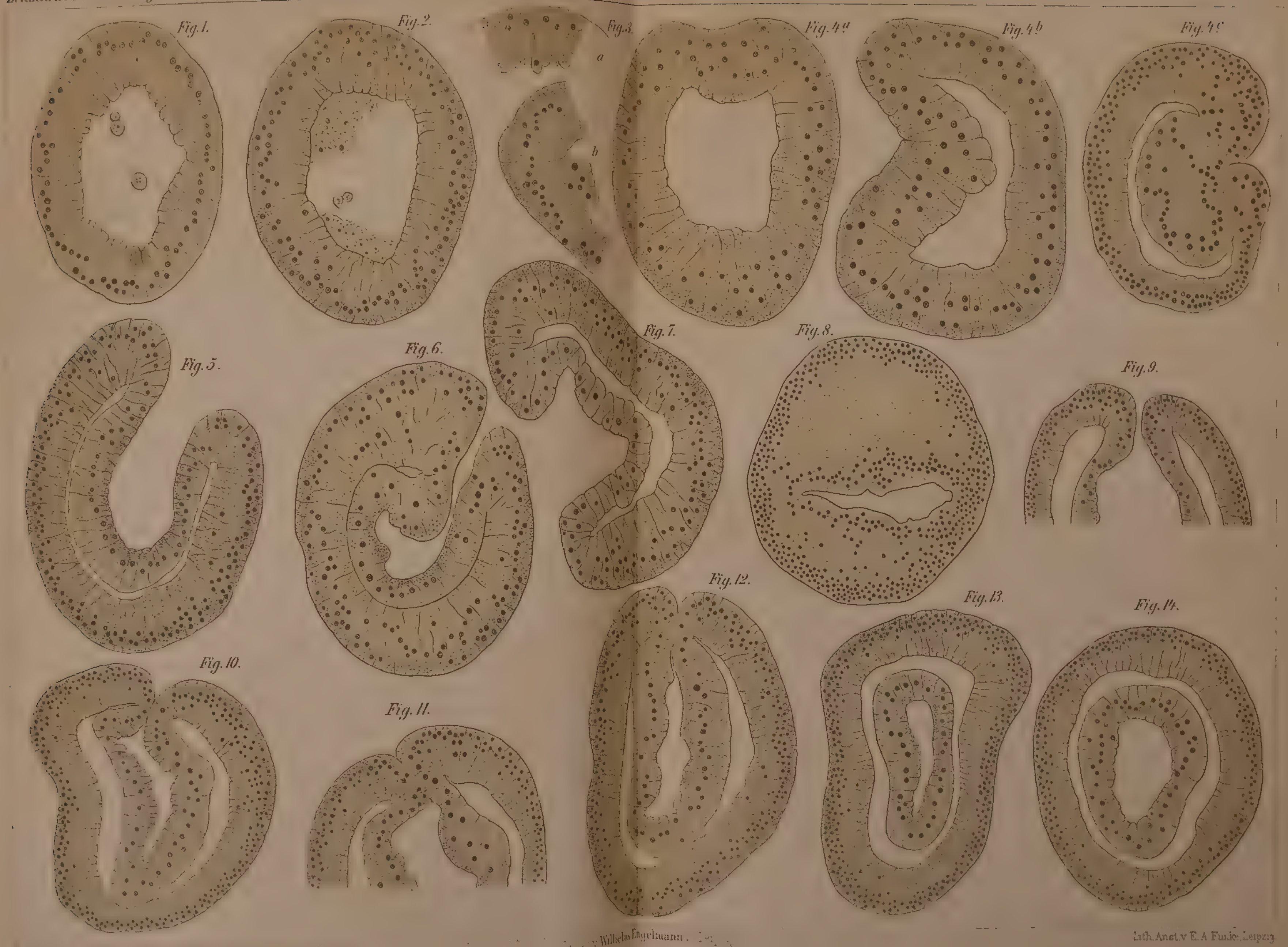



Fig. 1.
Fig. 2.
a
b
Fig. 5.
Fig. 6.
Fig. 10.
Fig. 11.



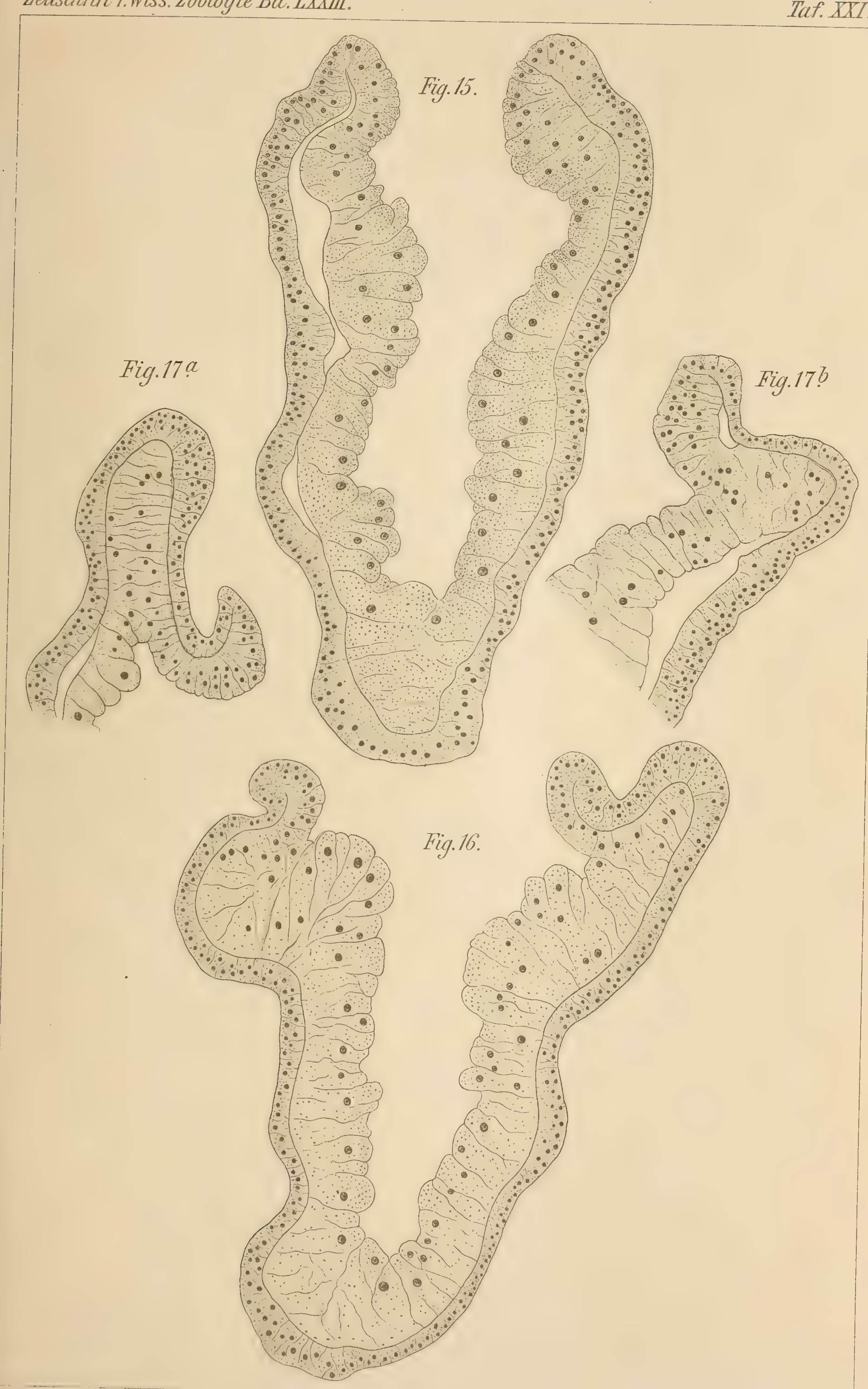
ann in Leipzig.
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.





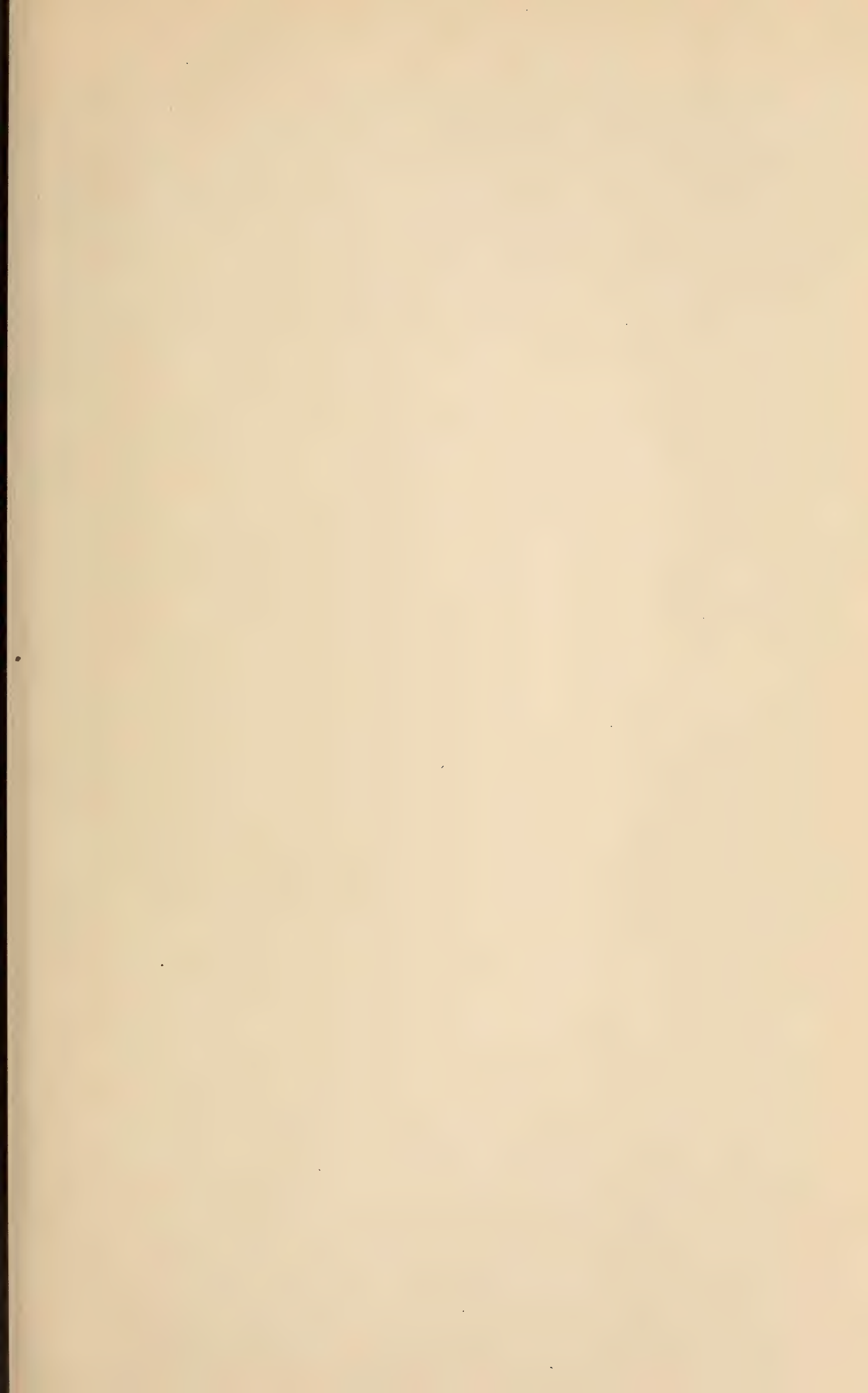
Wilhelm Engelmann
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

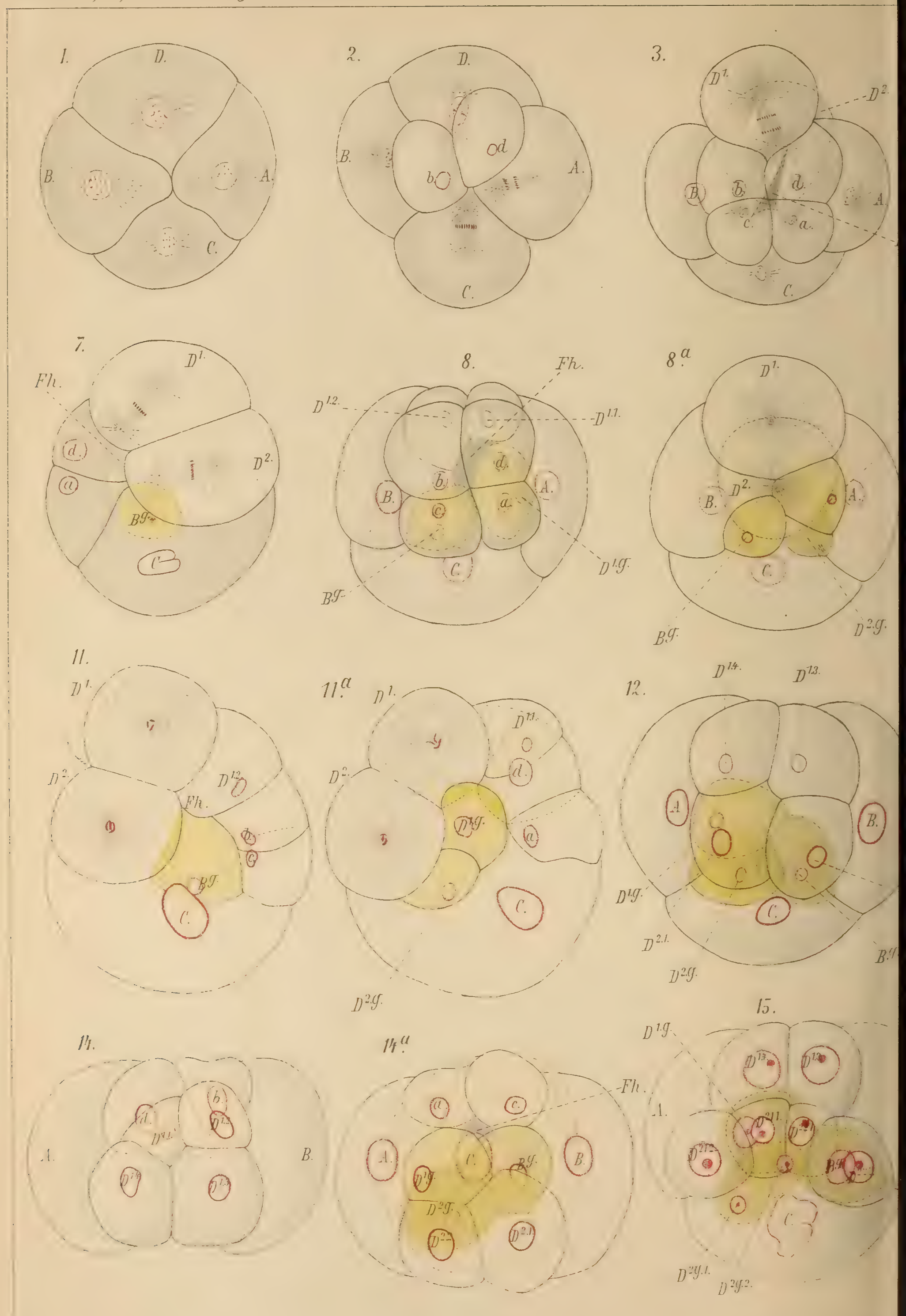




Walter Hein gez. Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig. Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

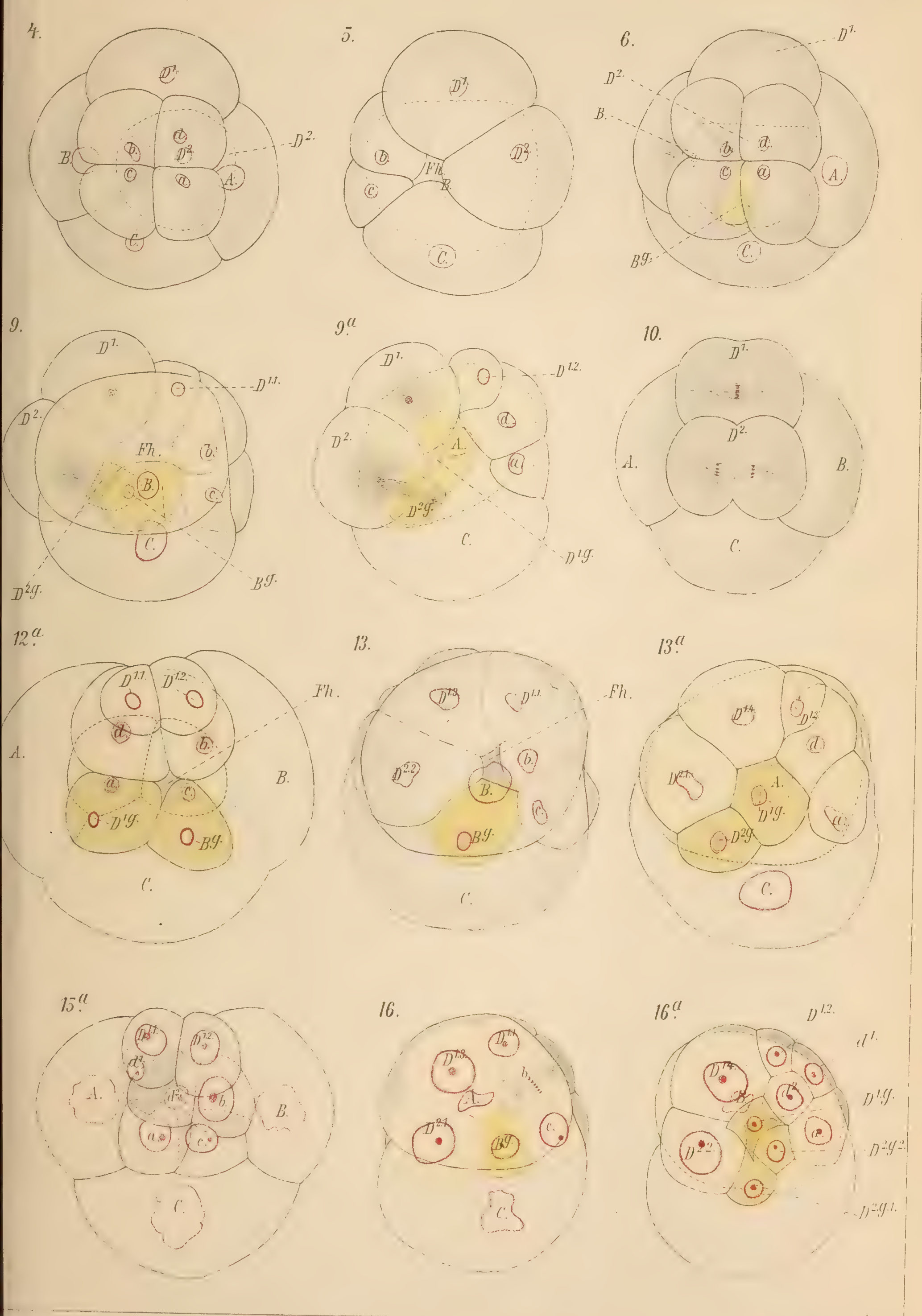






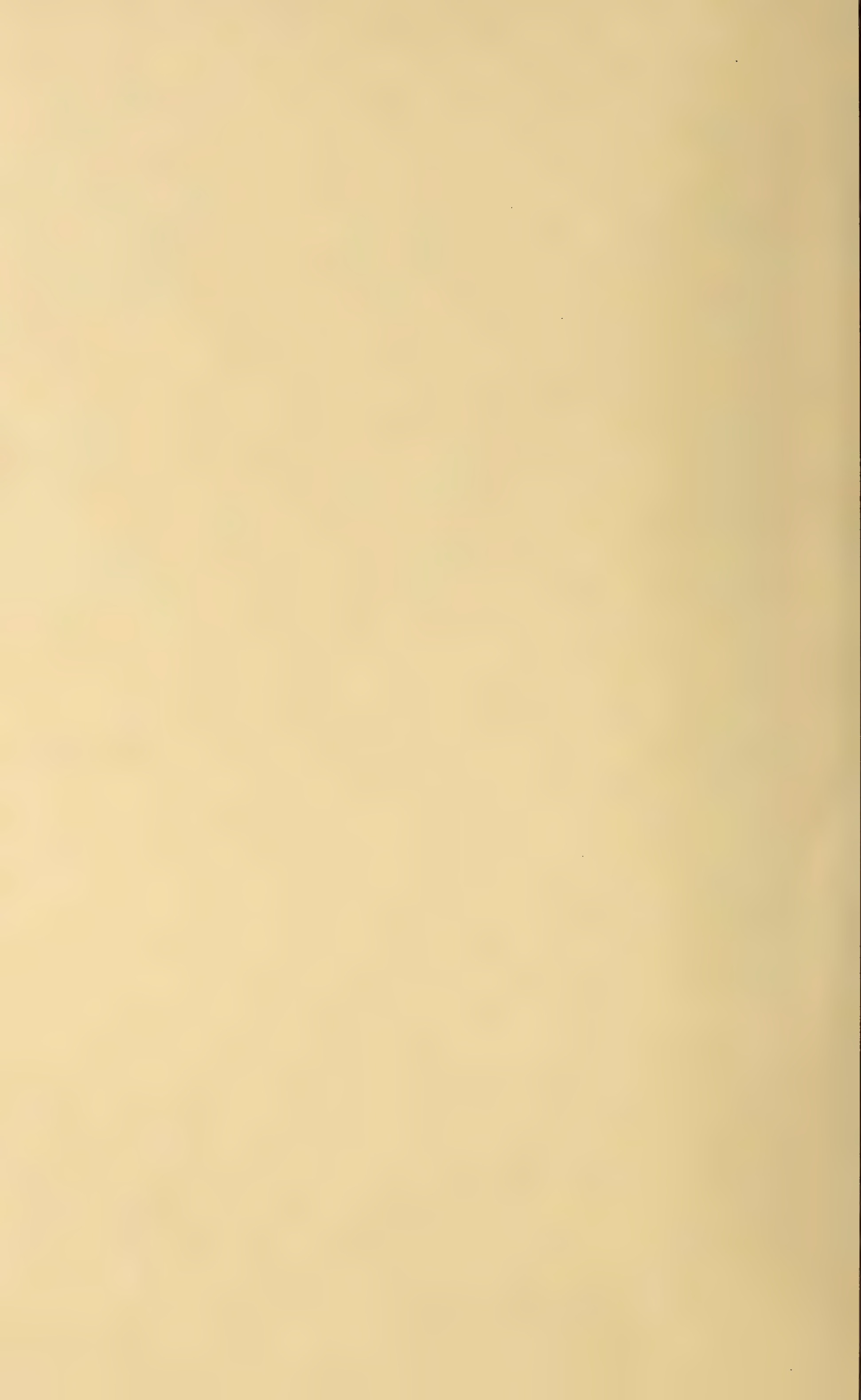
B. Sukatschoff gez.

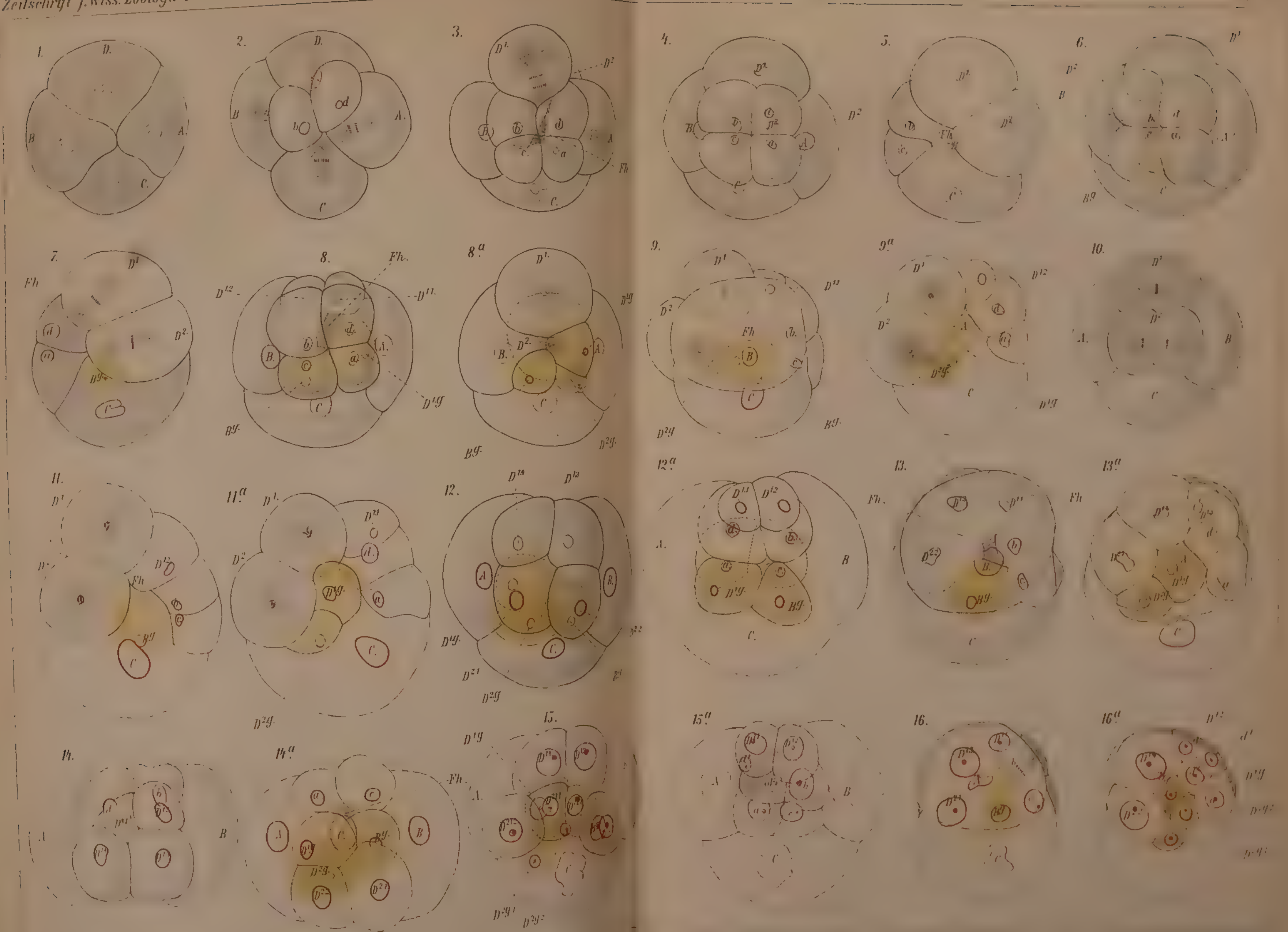
Verlag v. Wilhe



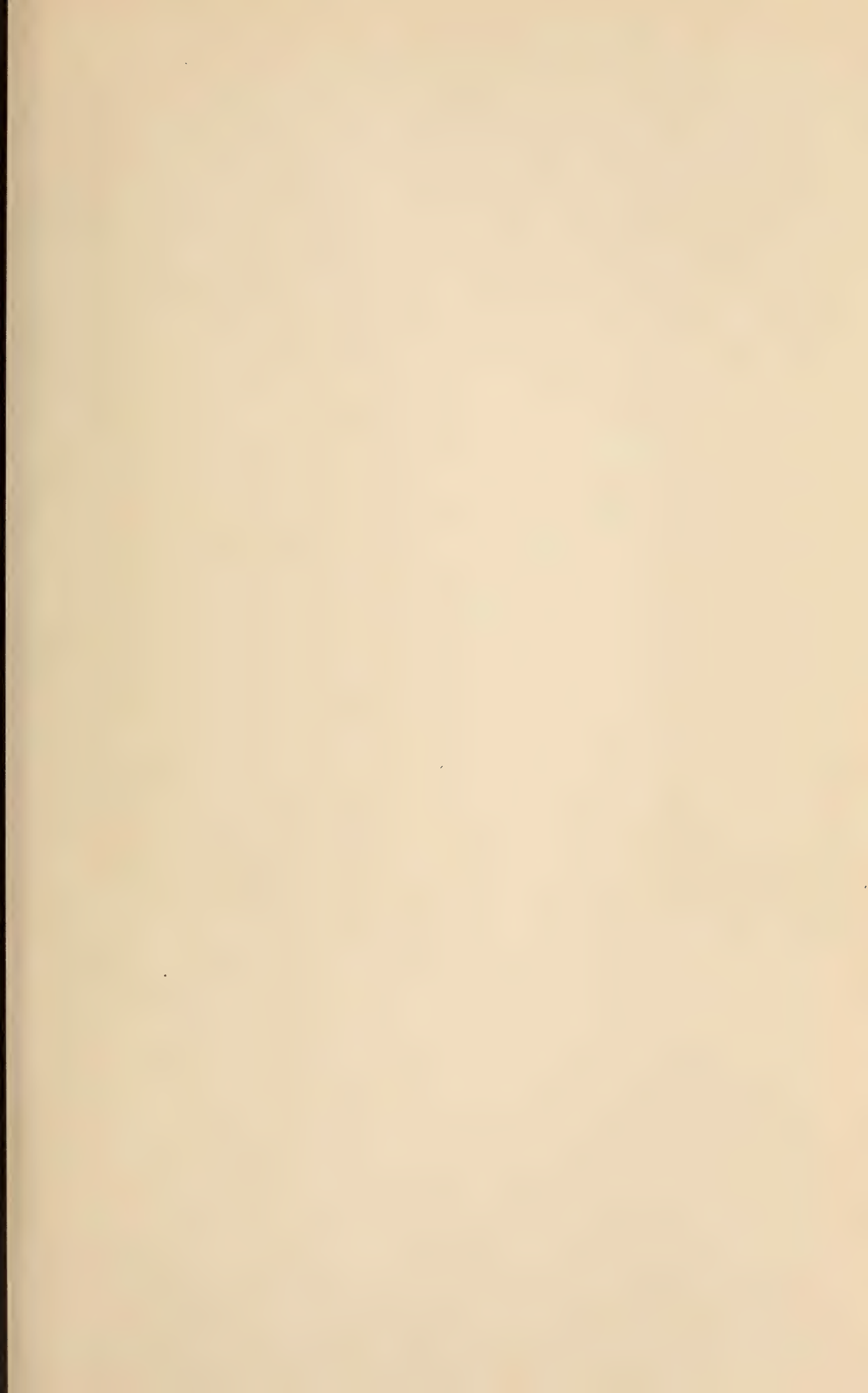
…mann in Leipzig.

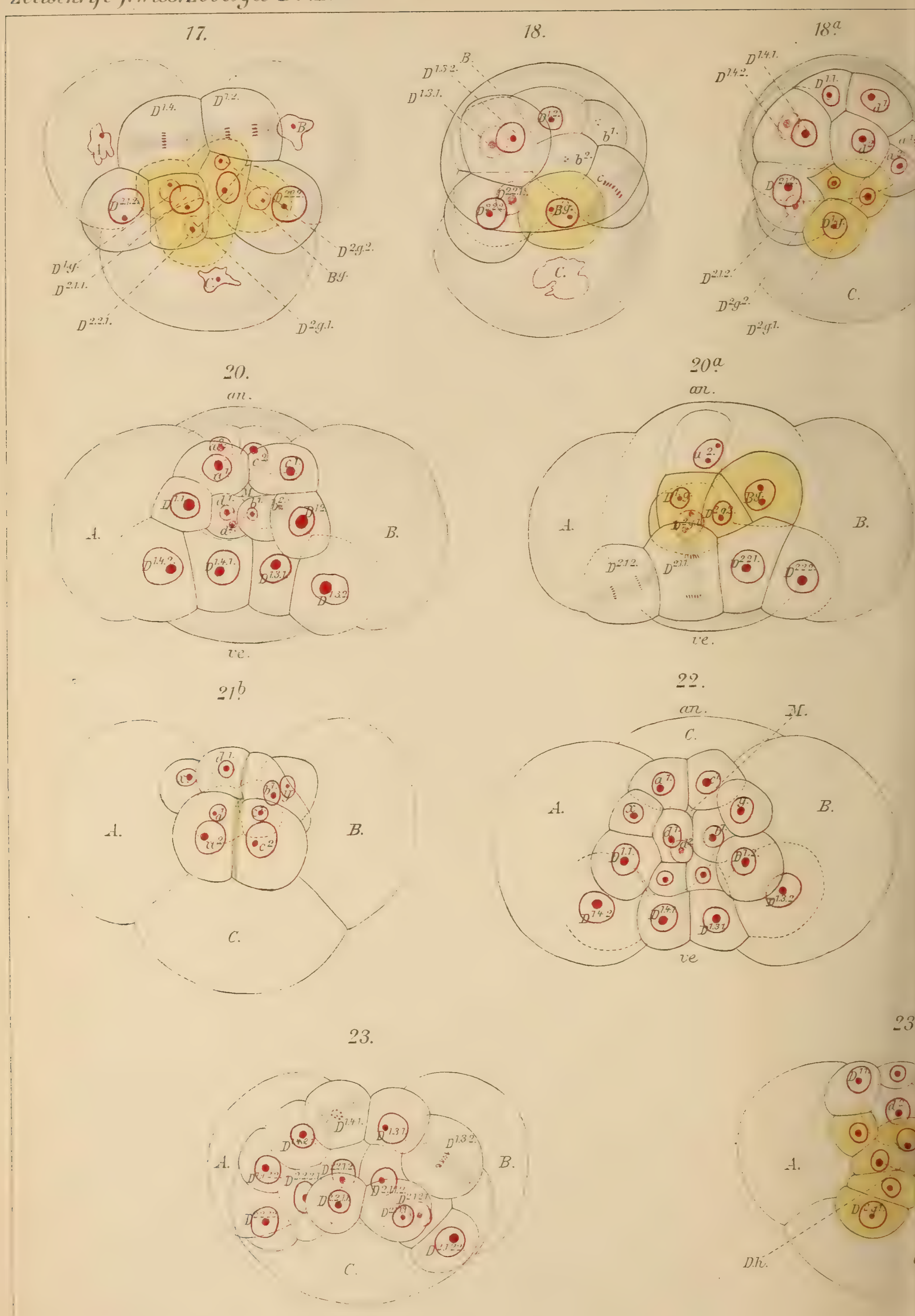
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

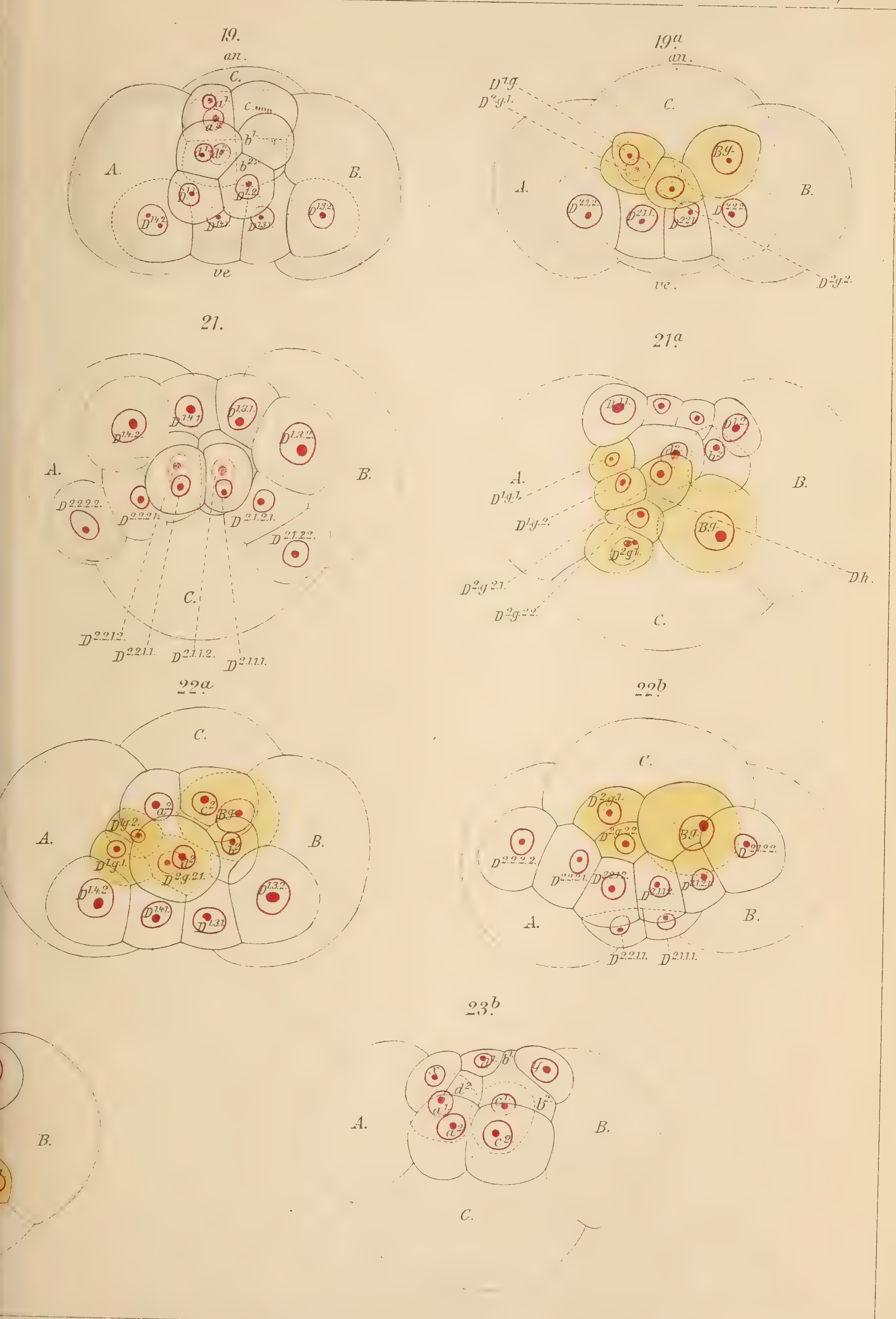




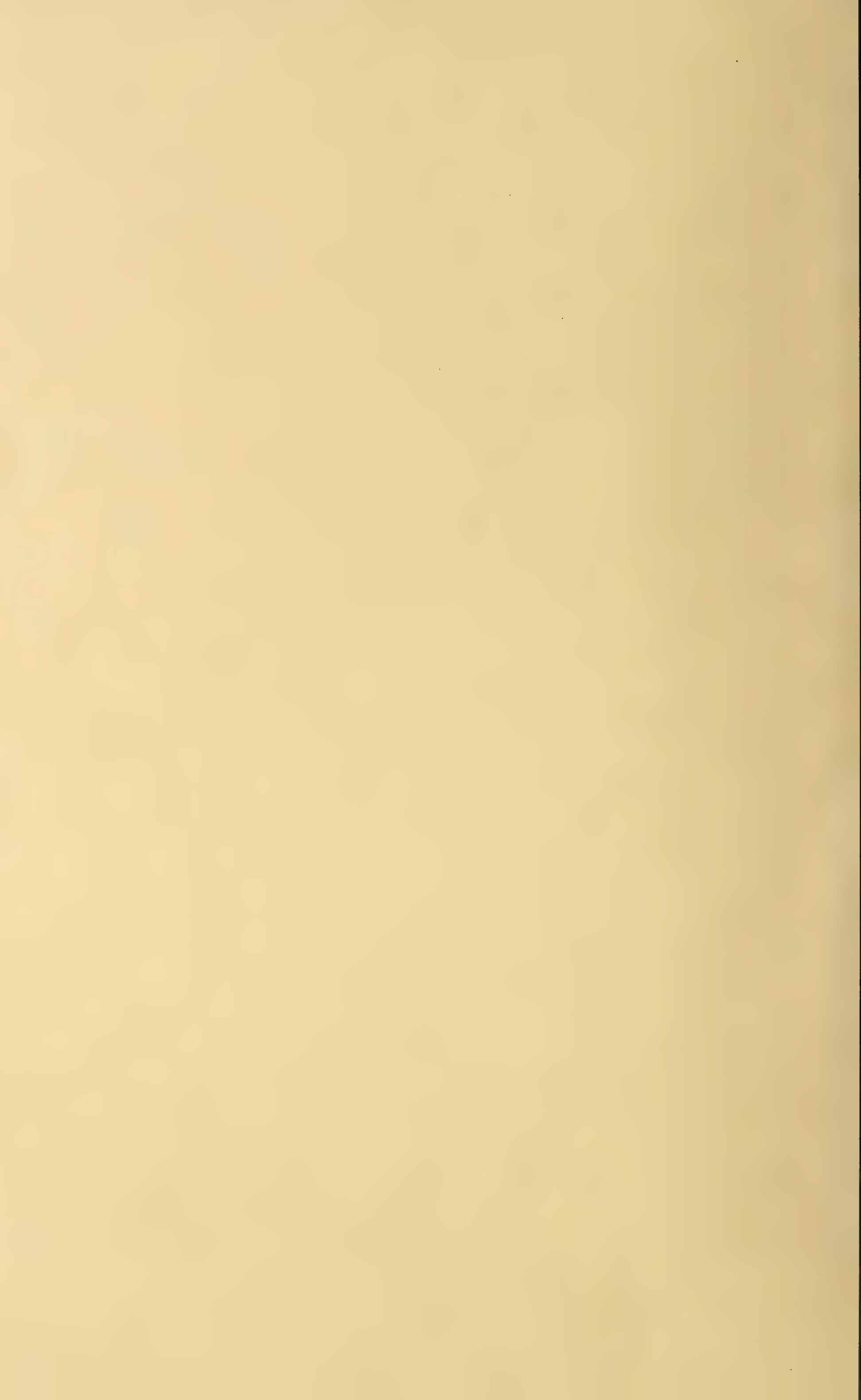





17.
18.
18a.
20.
20a.
21b.
22.
23.
an.
ve.
A.
B.
C.
M.



19.
an.
C.
A.
B.
ve
19a.
an.
C.
A.
B.
ve.
B.g.
21.
A.
B.
C.
21a.
A.
B.
C.
B.g.
D.h.
22a.
C.
A.
B.
22b.
C.
A.
B.
B.g.
23b.
A.
B.
C.



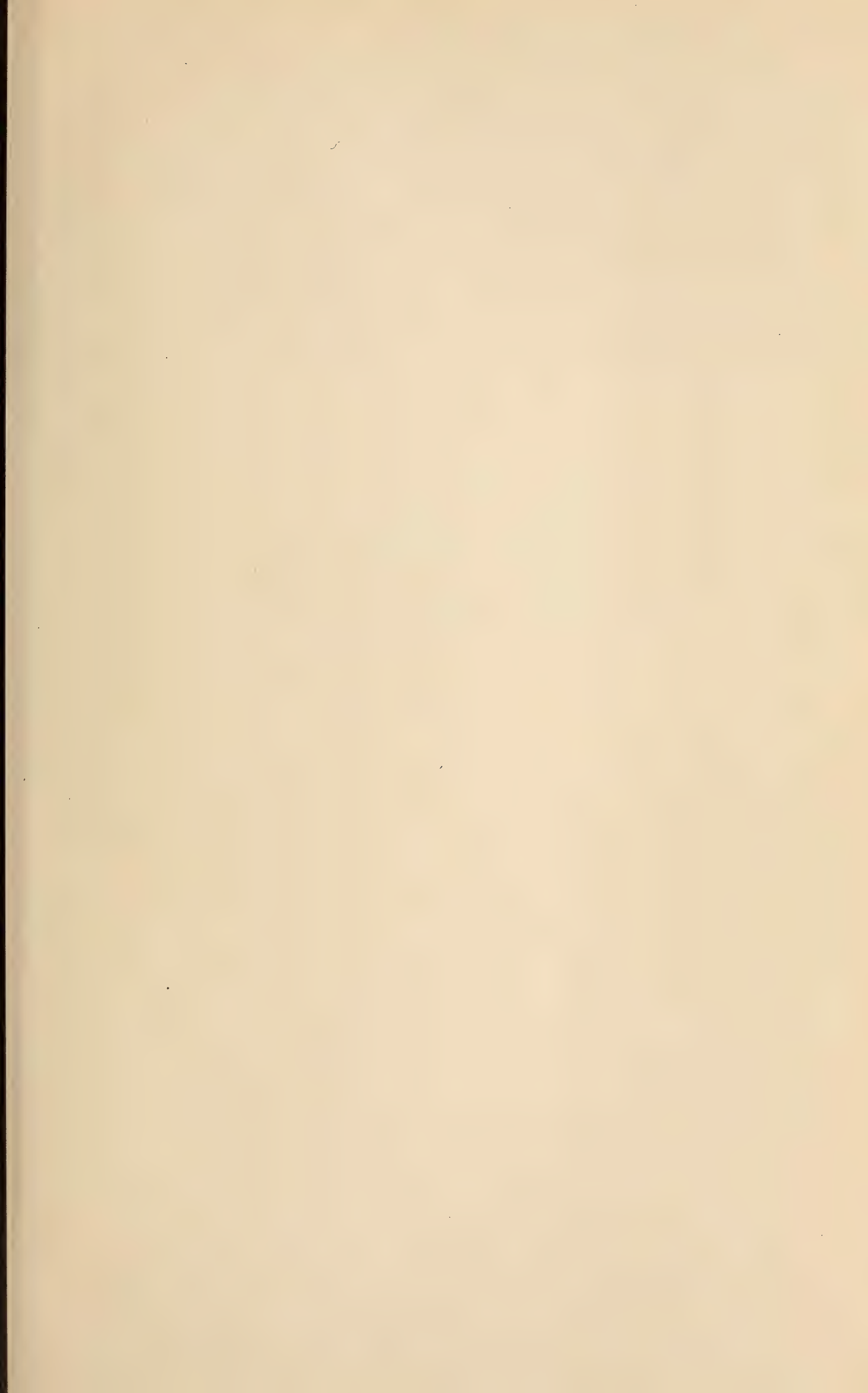
17. 18. 18a. 19. 19a.

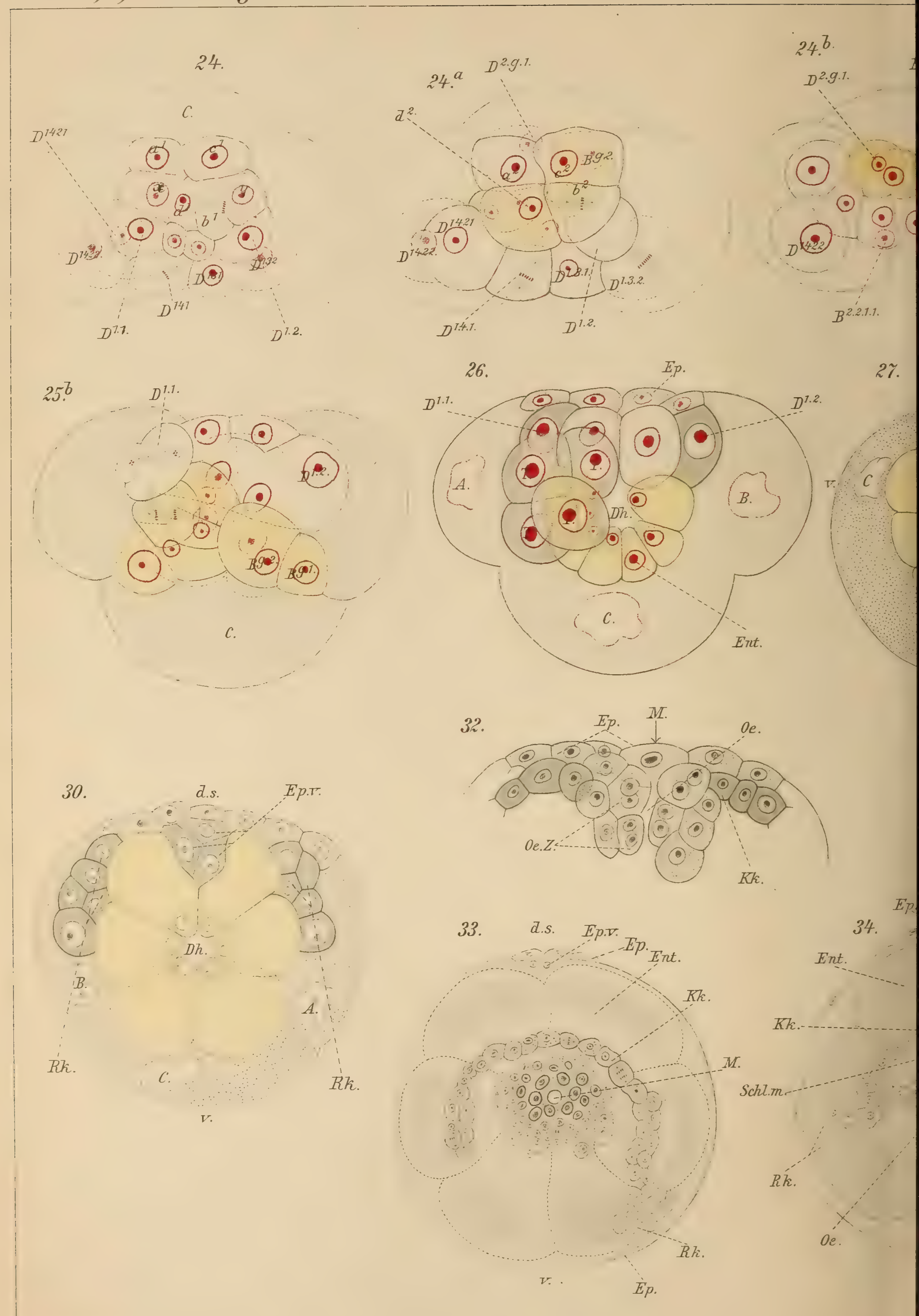
20. 20a. 21. 21a.

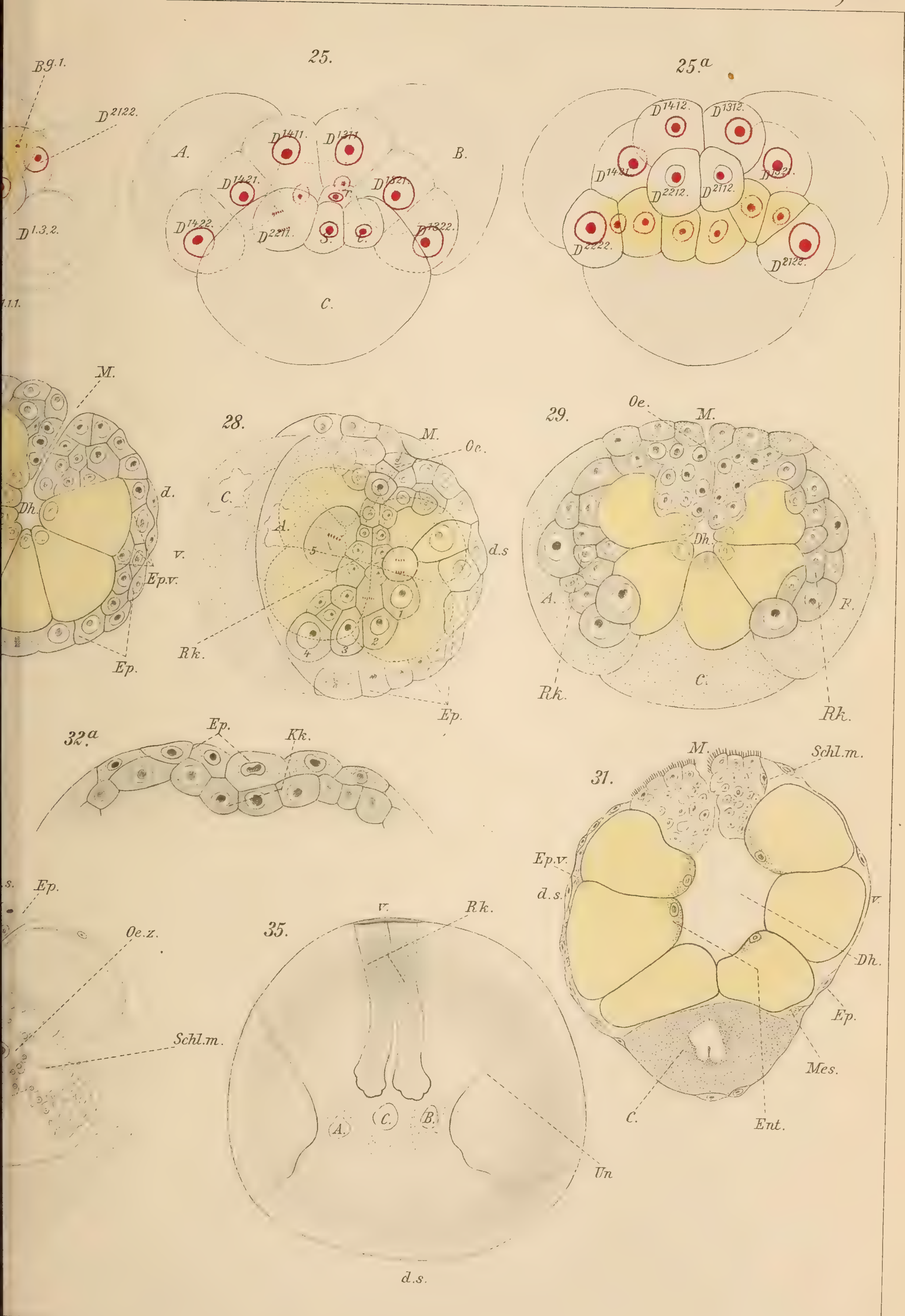
21b. 22. 22a. 22b.

23. 23a. 23b.

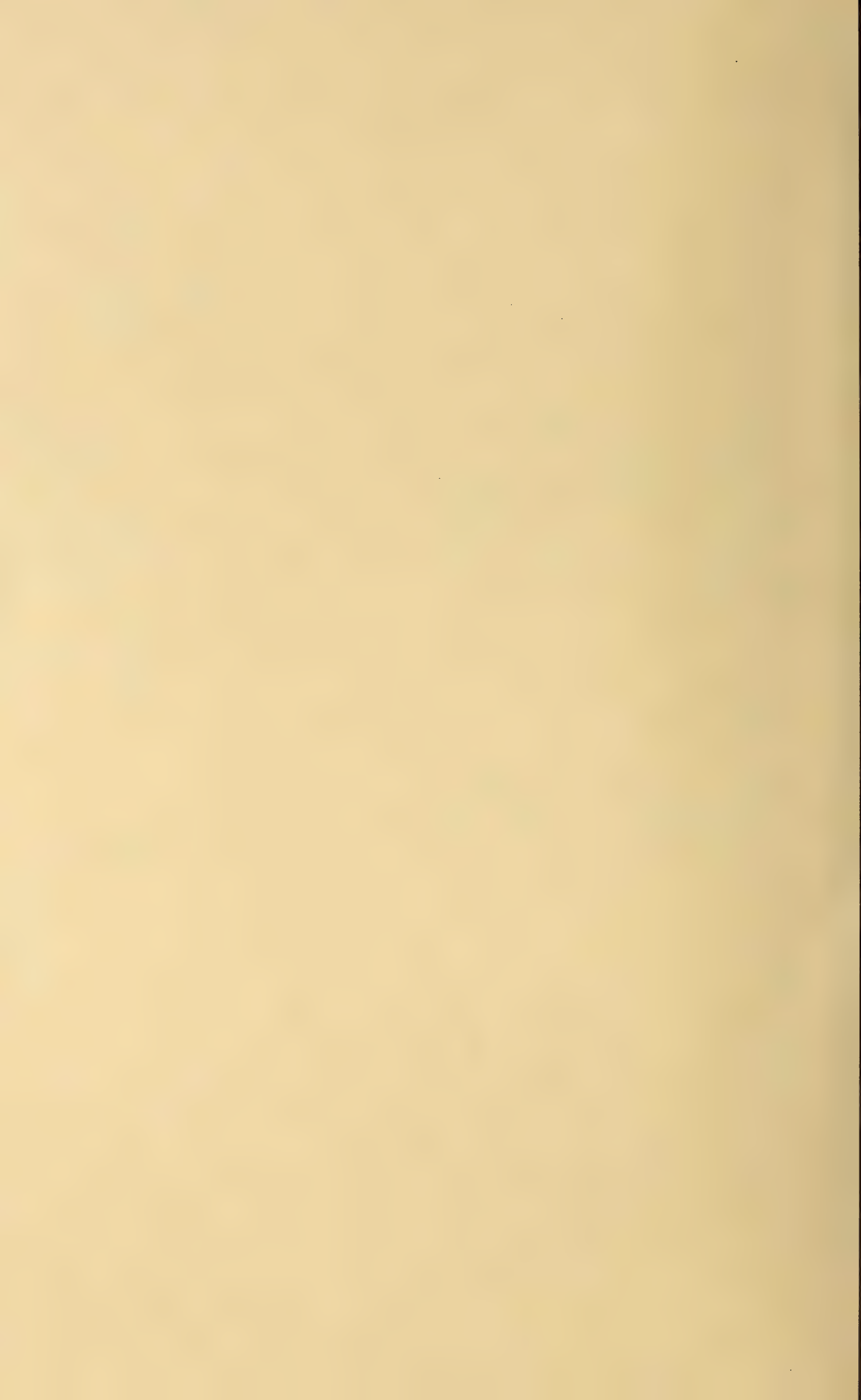


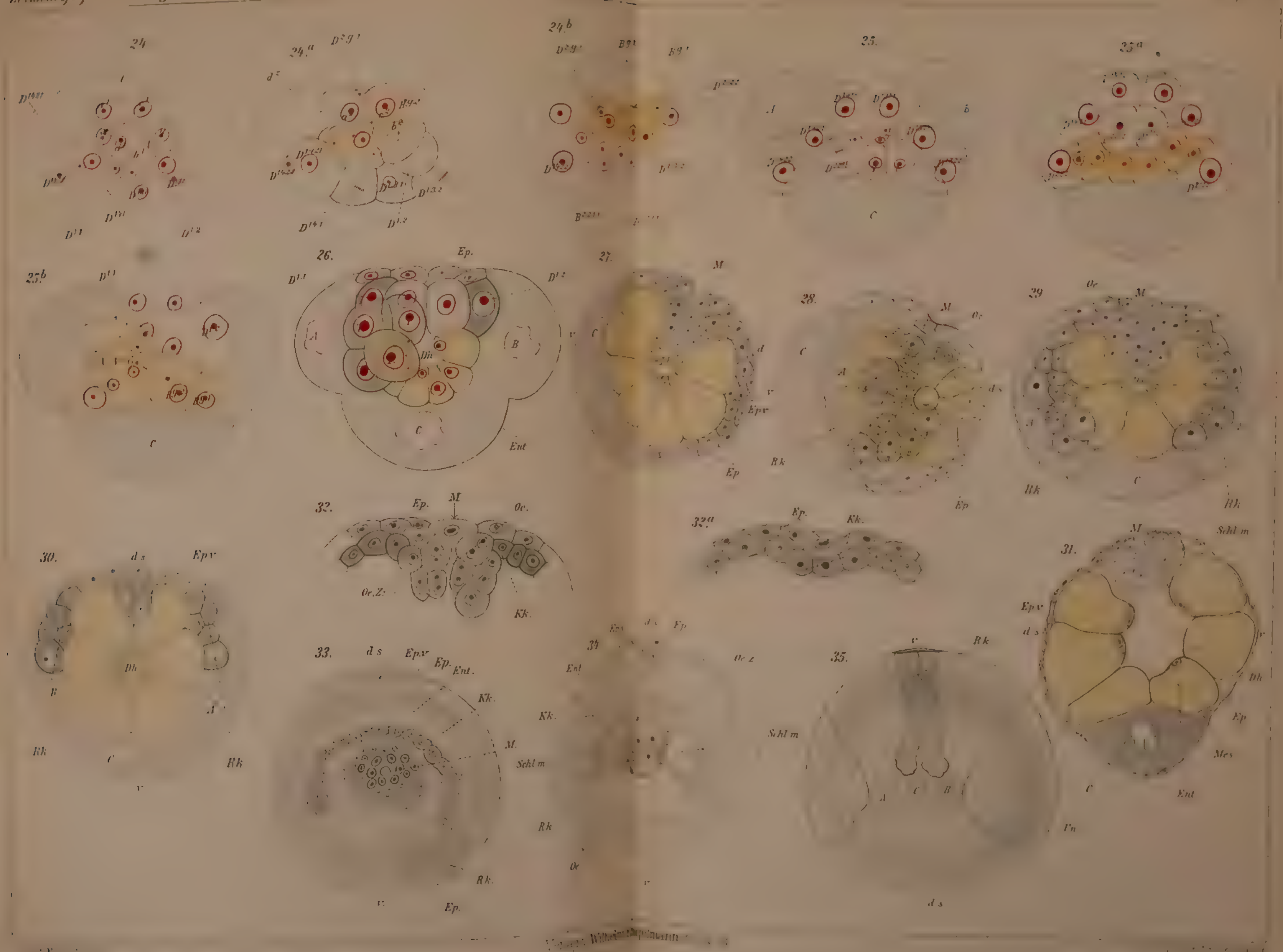


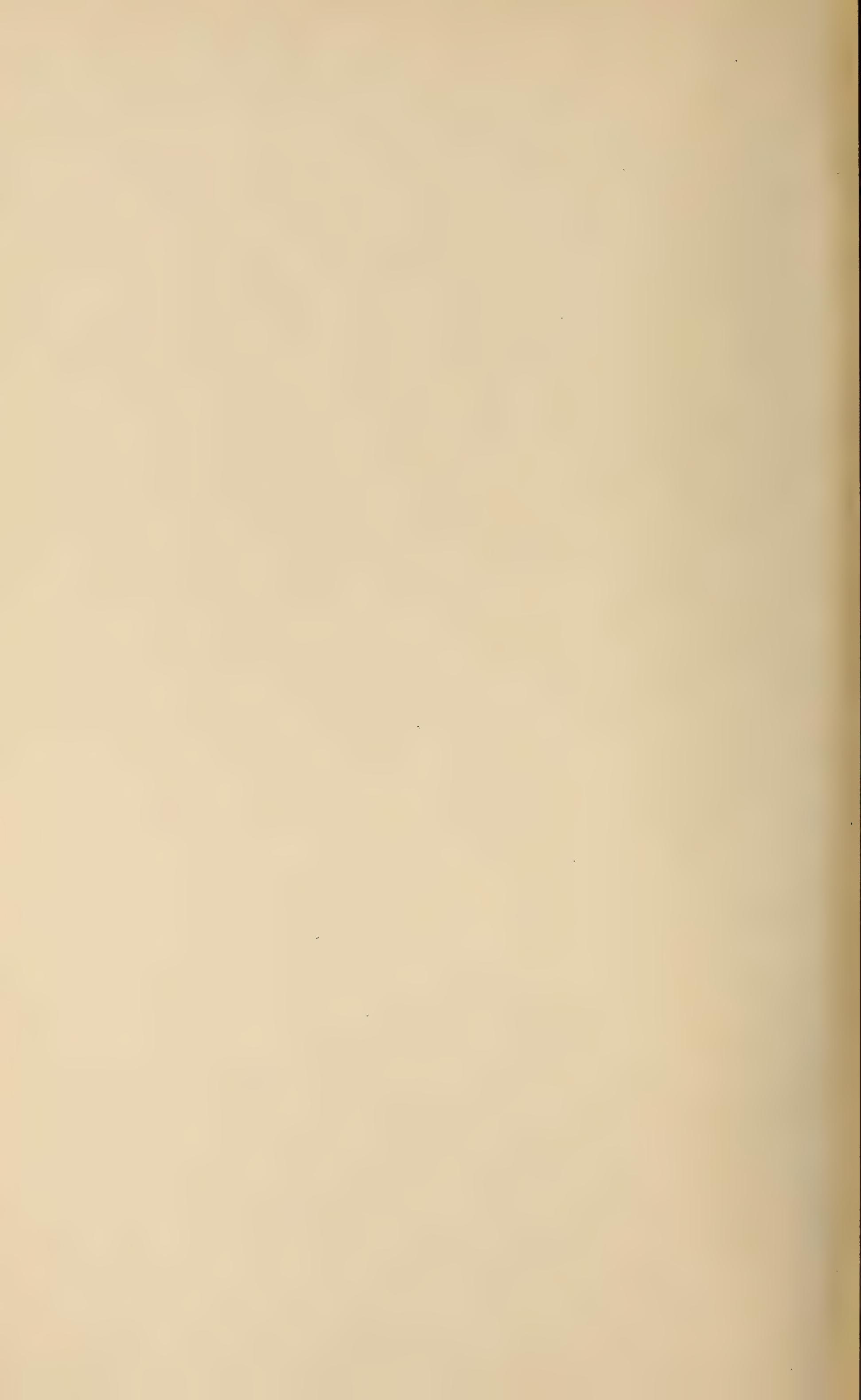

24.
C.
D^{1421}
a^1
c^1
b^1
D^{1422}
$D^{1.3.2}$
$D^{1.3.1}$
D^{141}
$D^{1.1.}$
$D^{1.2.}$
24.a
$D^{2.g.1.}$
$d^2.$
$B^{g.2.}$
a^2
c^2
b^2
D^{1421}
D^{1422}
$D^{1.3.1.}$
$D^{1.3.2.}$
$D^{1.4.1.}$
$D^{1.2.}$
24.b
$D^{2.g.1.}$
D^{1422}
$B^{2.2.1.1.}$
25.b
$D^{1.1.}$
$D^{1.2.}$
$B^{g.2.}$
$B^{g.1.}$
C.
26.
Ep.
$D^{1.1.}$
$D^{1.2.}$
A.
B.
Dh.
C.
Ent.
27.
V.
C
32.
Ep.
M.
Oe.
Oe.Z.
Kk.
30.
d.s.
Ep.v.
Dh.
B.
A.
Rk.
C.
Rk.
V.
33.
d.s.
Ep.v.
Ep.
Ent.
Kk.
M.
Rk.
V.
Ep.
34.
Ent.
Kk.
Schl.m.
Rk.
Oe.

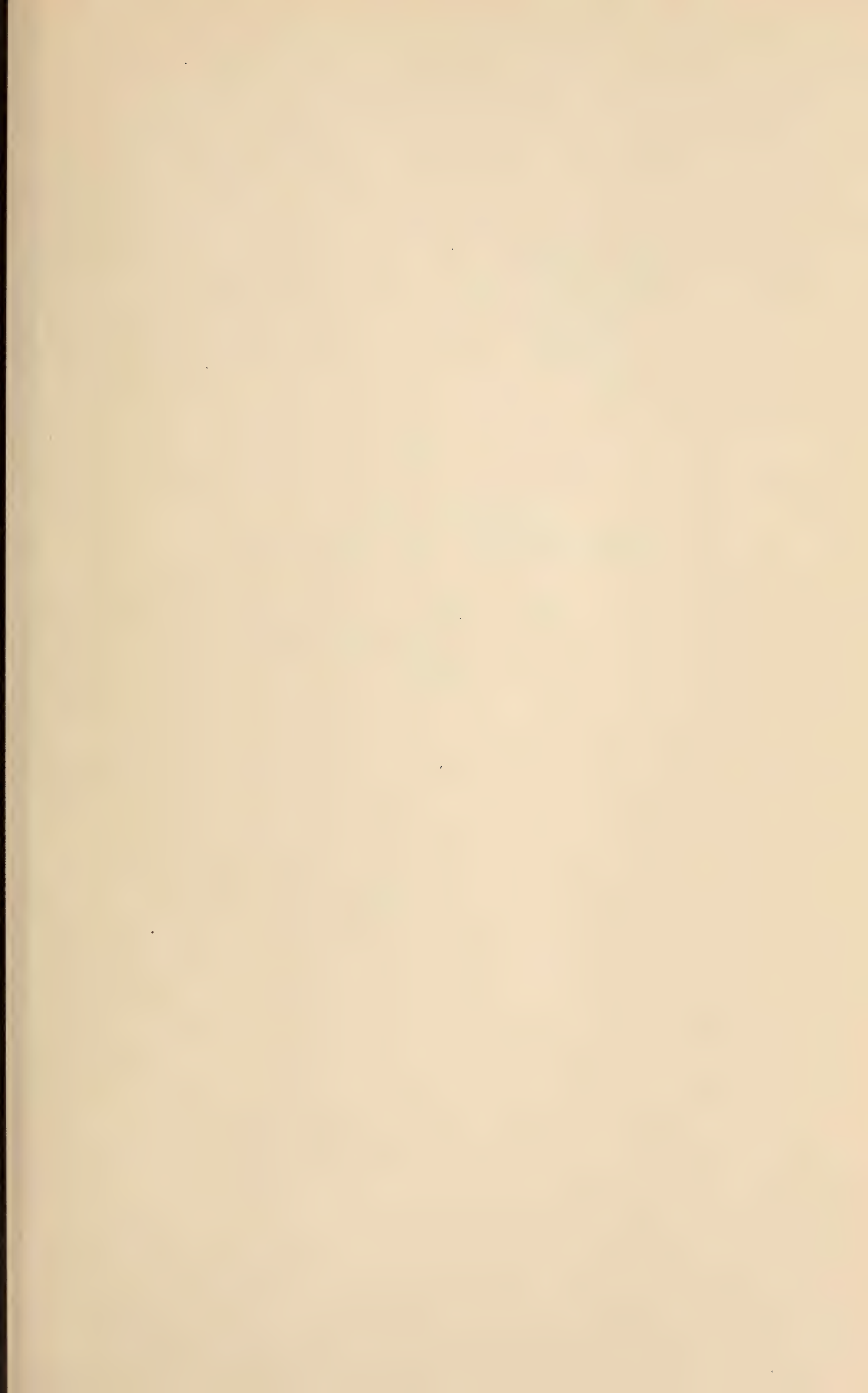


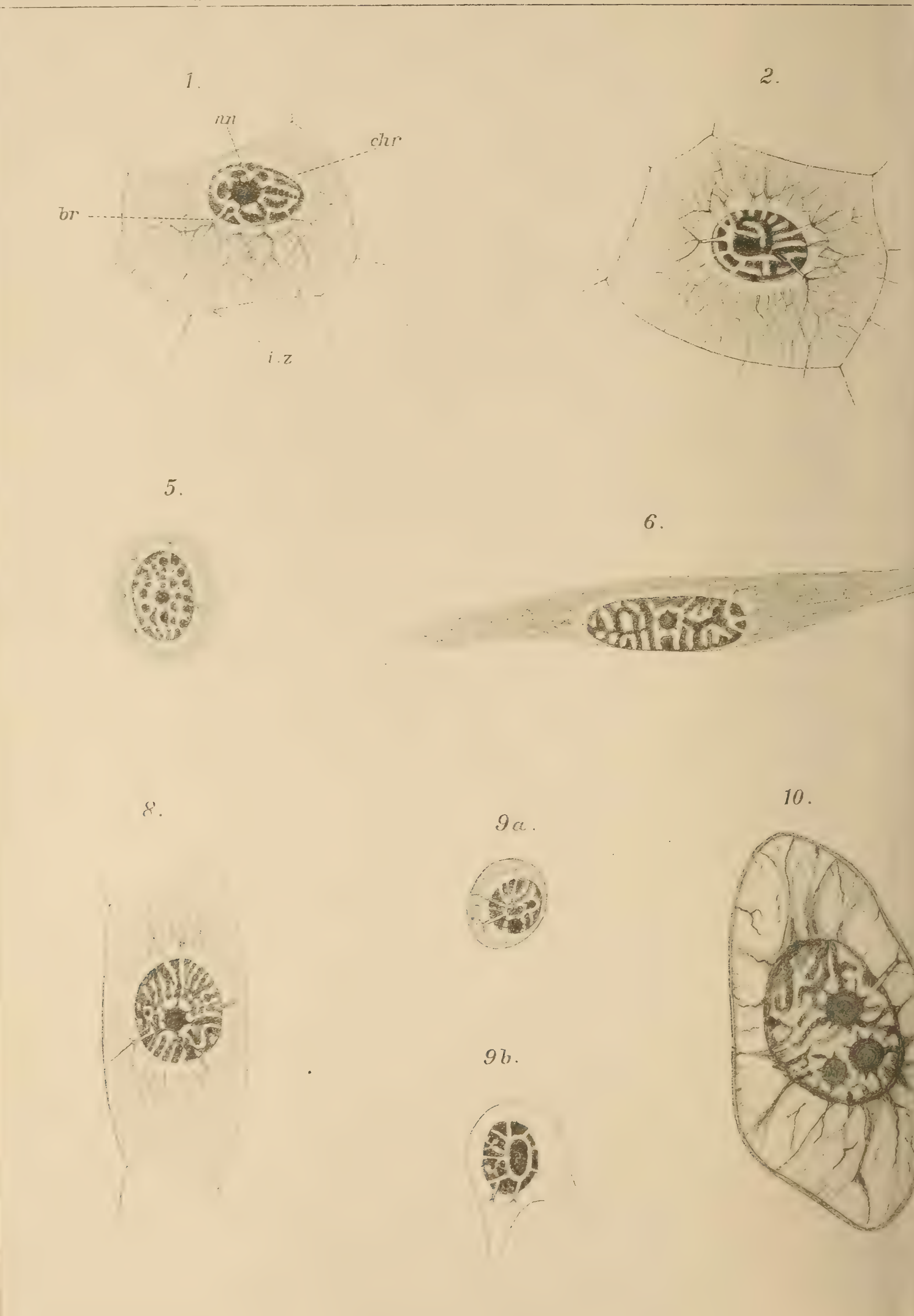
…mann in Leipzig.
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

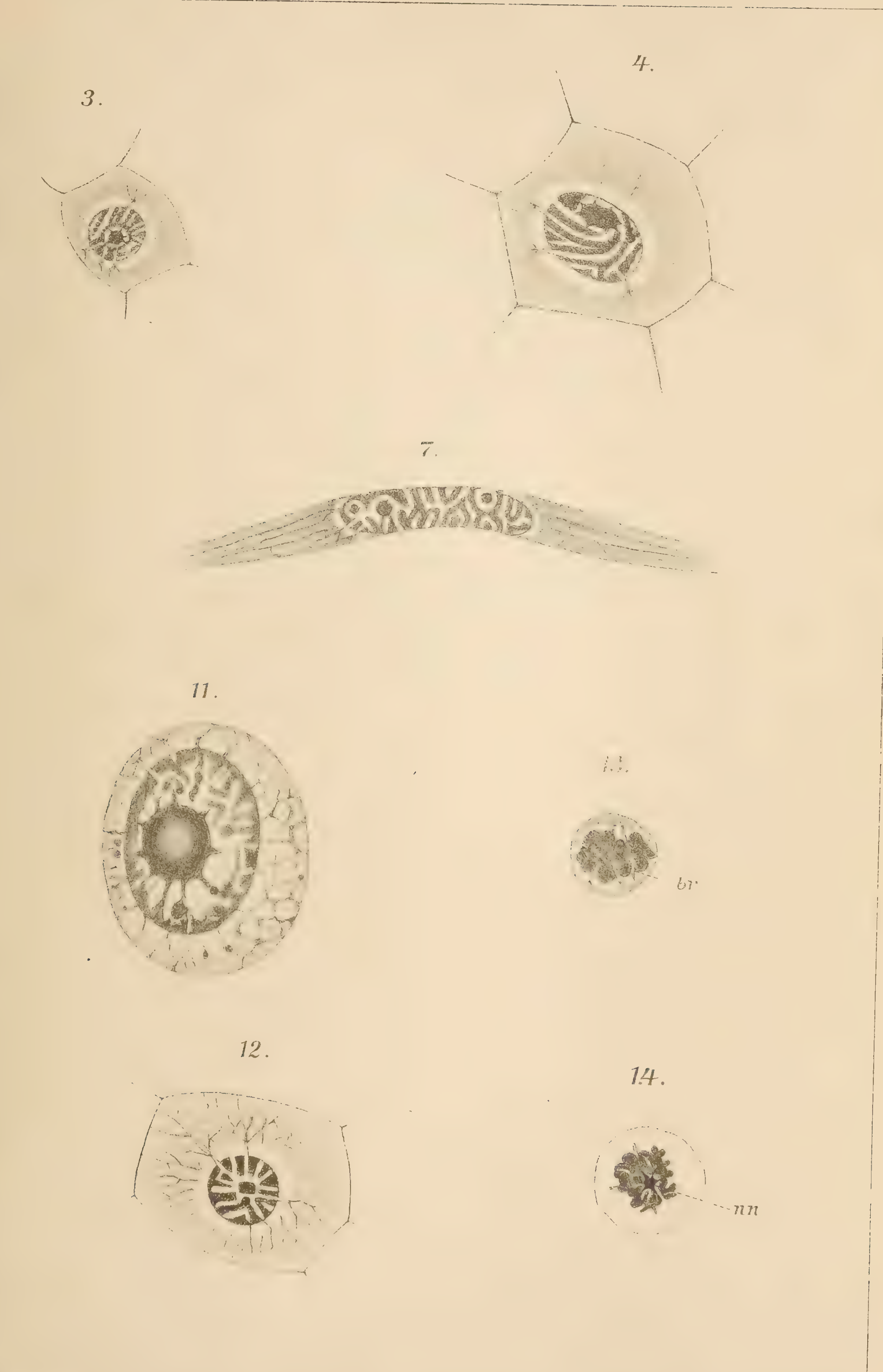






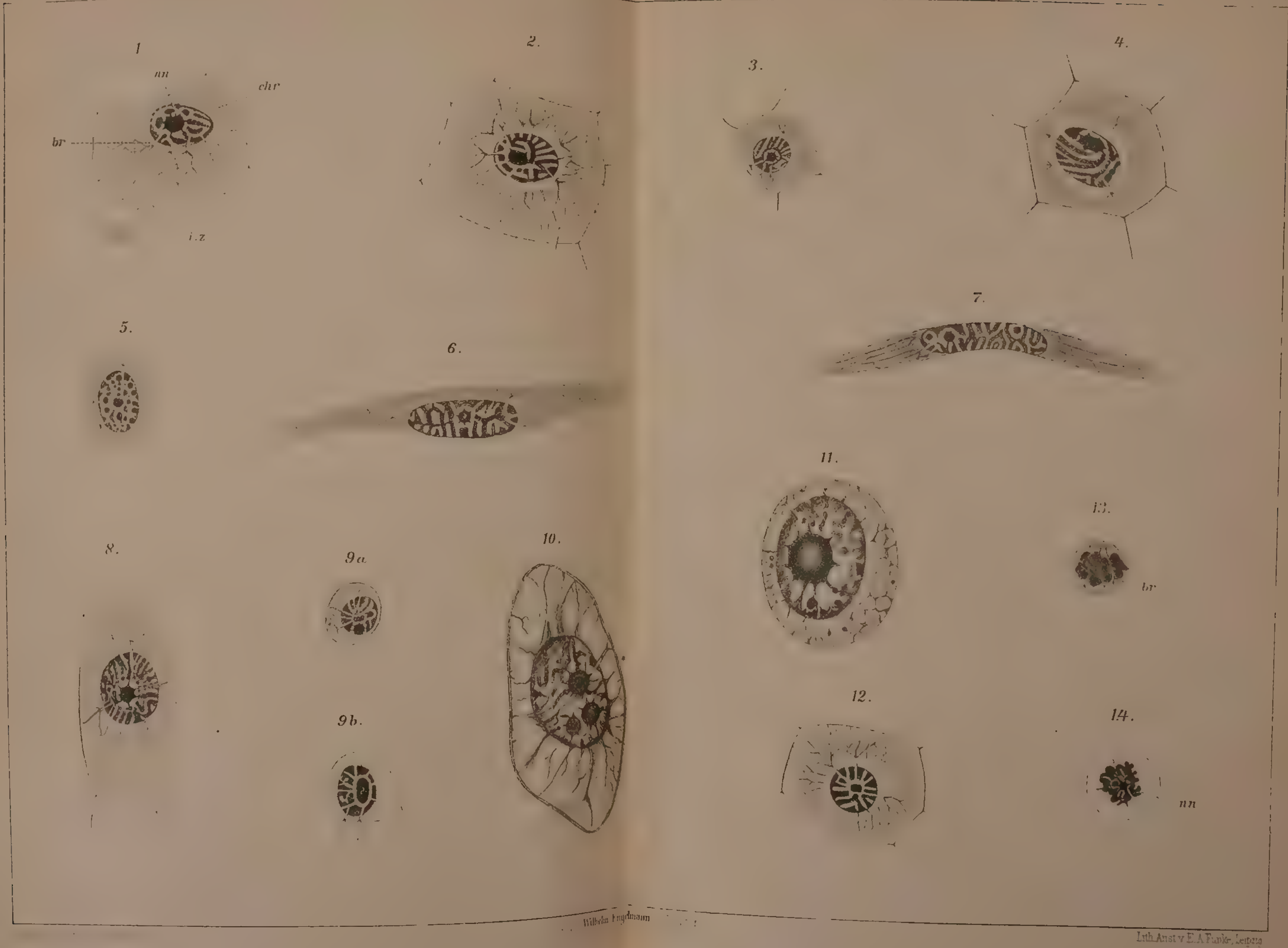



1.
nn
chr
br
i.z
2.
5.
6.
8.
9a.
9b.
10.

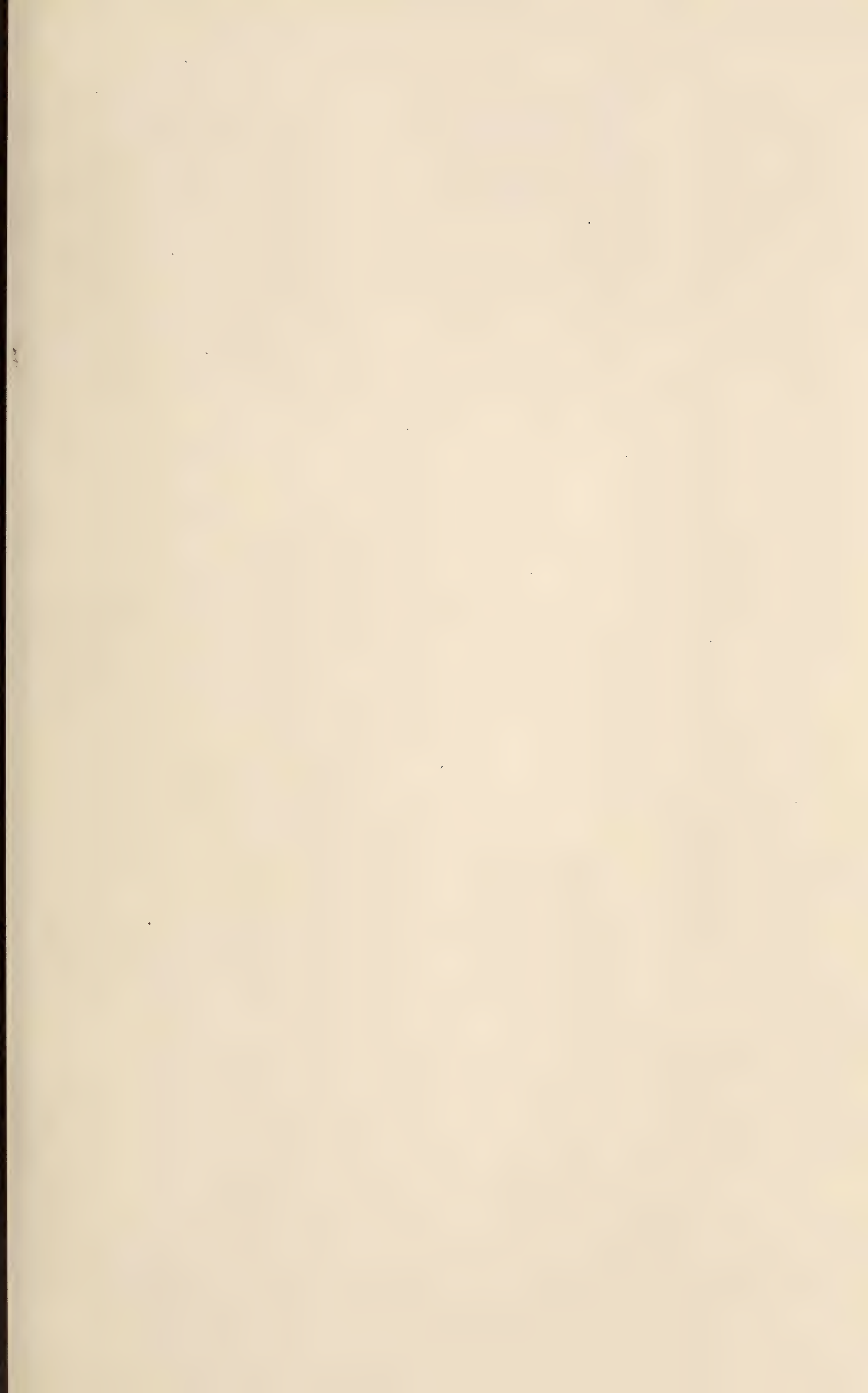


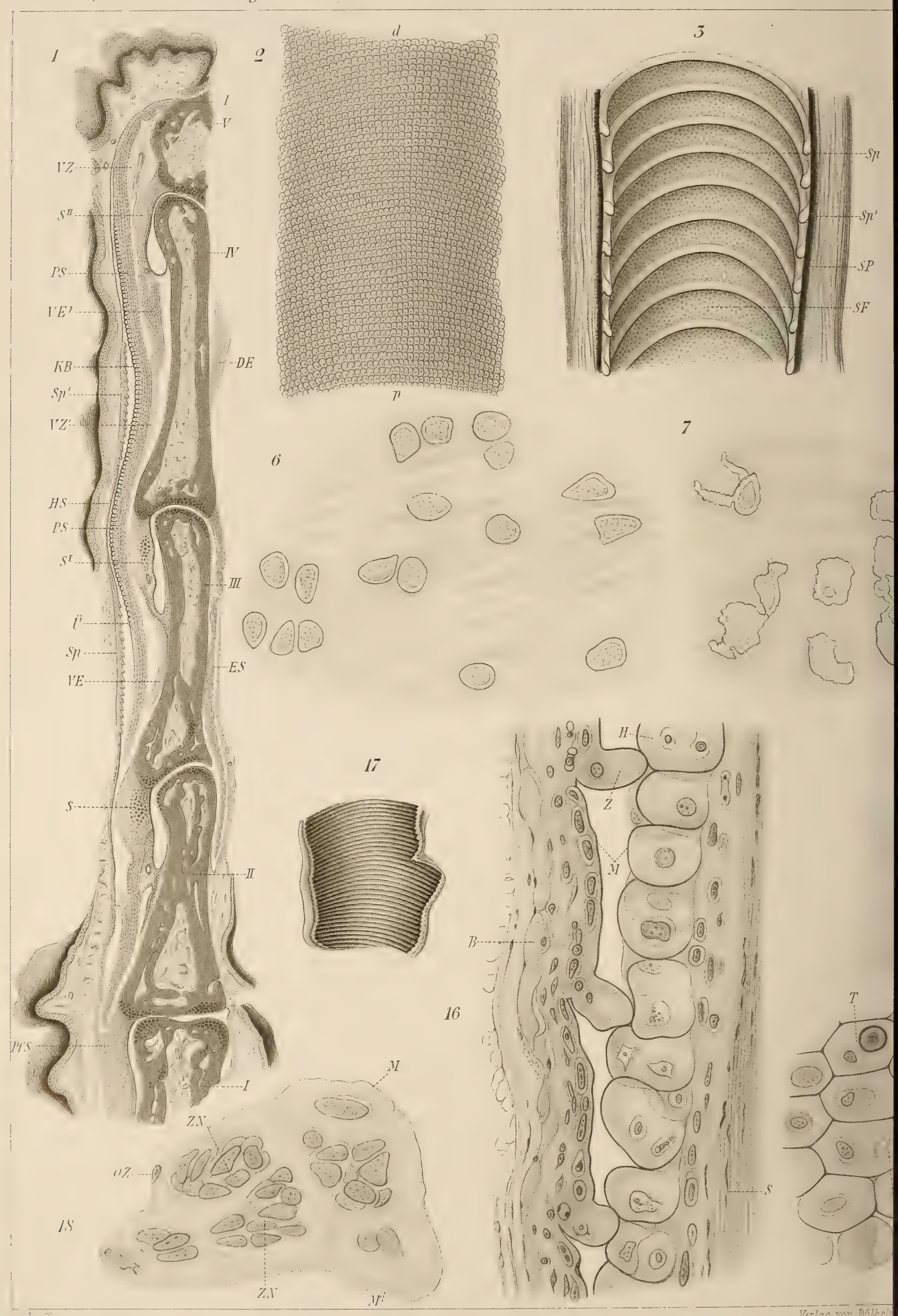
Lith.Anst.v. E. A. Funke, Leipzig.

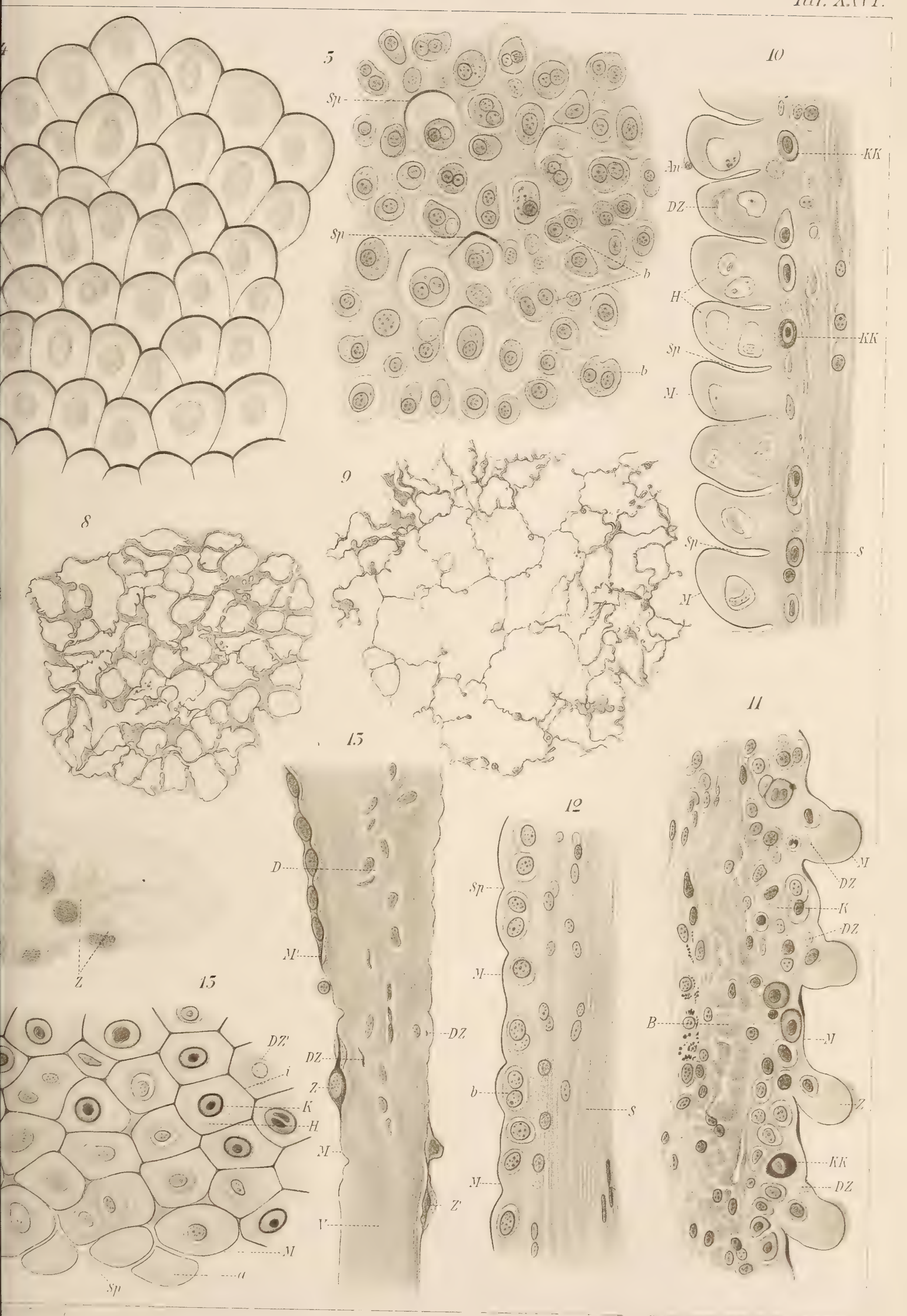


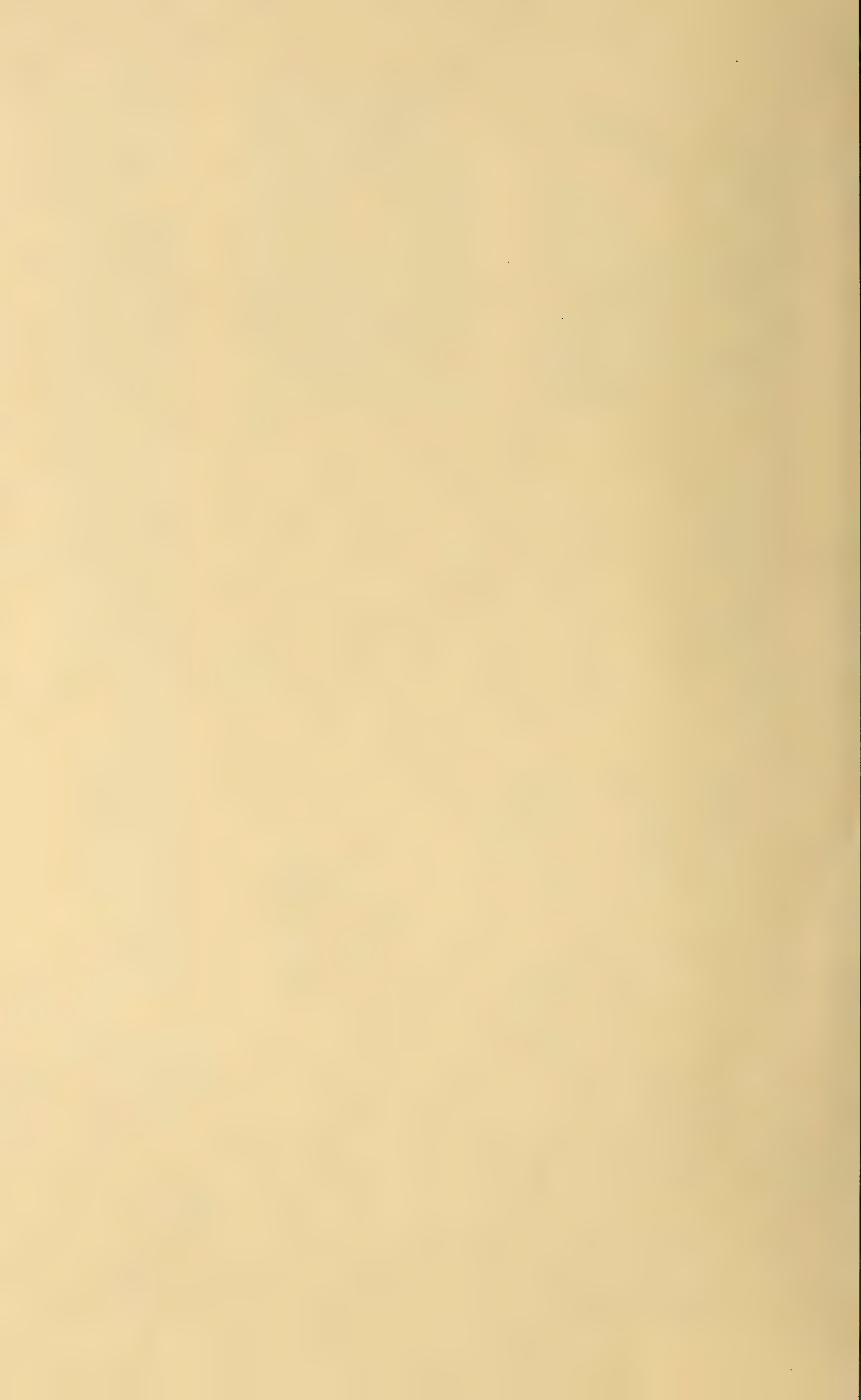

1
nn
chr
br
i.z
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9a
9b.
10.
11.
12.
13.
br
14.
nn
Wilhelm Engelmann
Lith.Anst.v. E.A.Funke, Leipzig

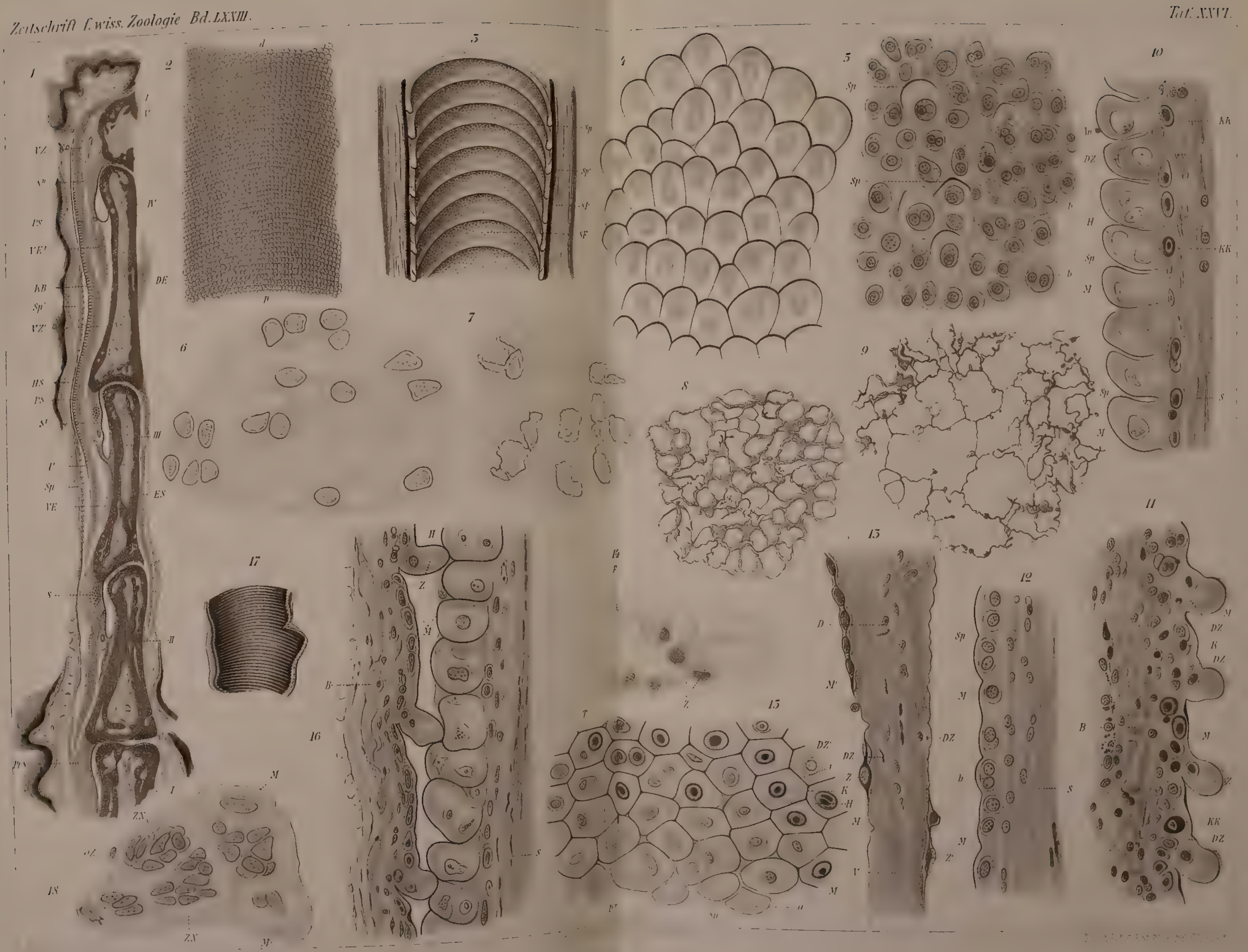


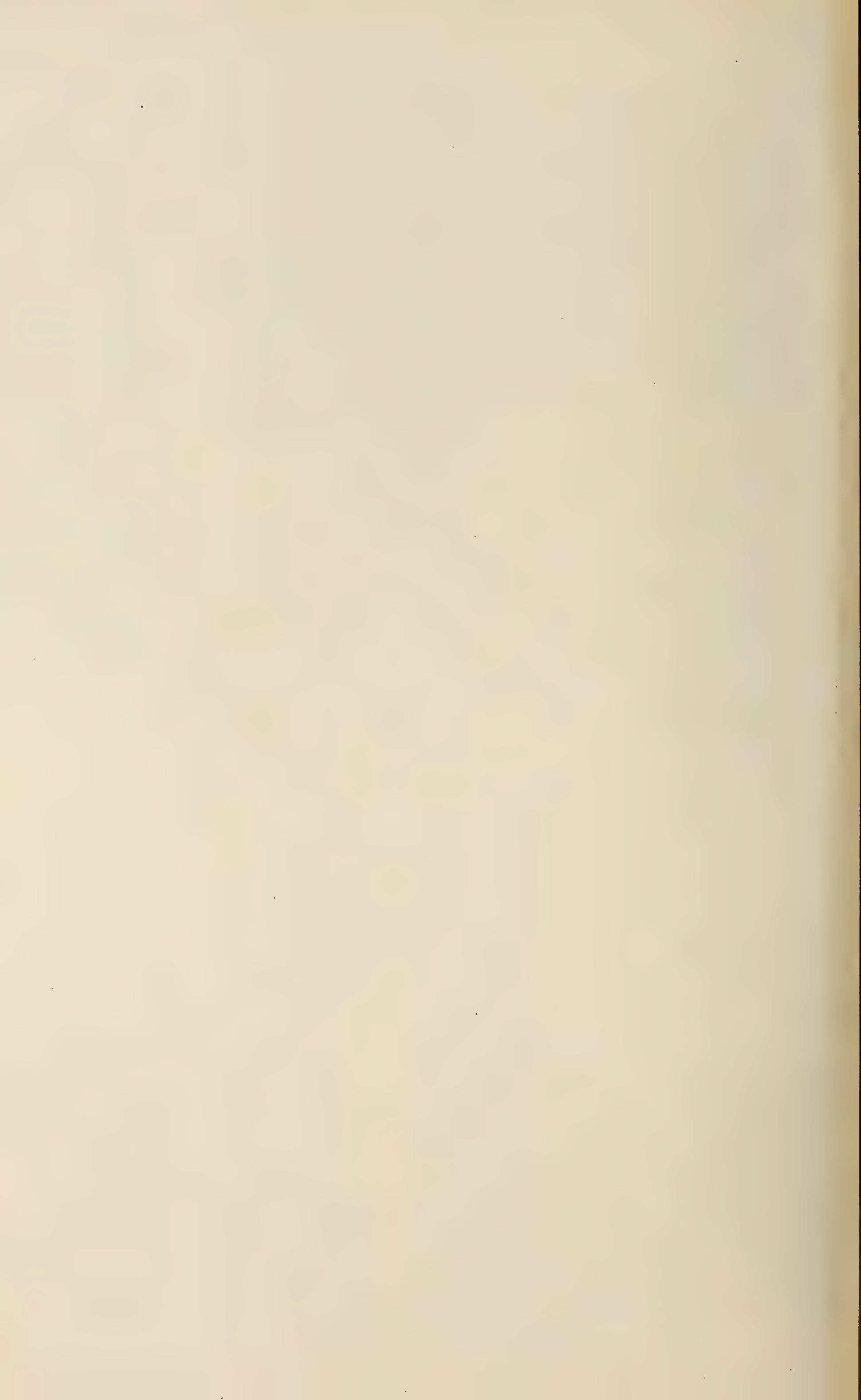


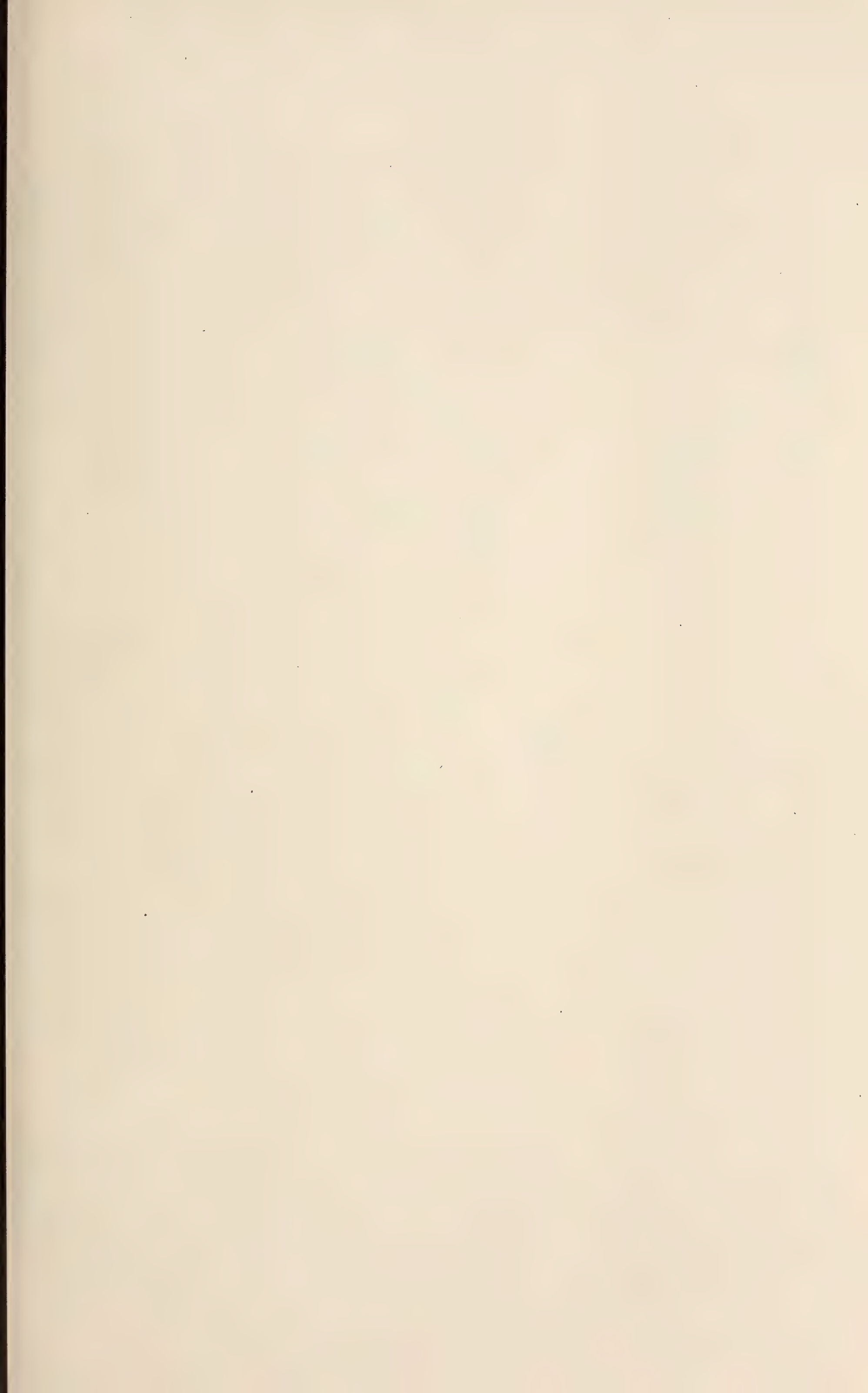

1
2
3
6
7
16
17
18
I
V
VZ
SII
IV
PS
VE'
KB
DE
Sp'
VZ'
HS
SI
III
Ü
Sp
VE
ES
S
II
PtS
d
p
SP
SF
H
Z
M
B
T
ZN
OZ
M'

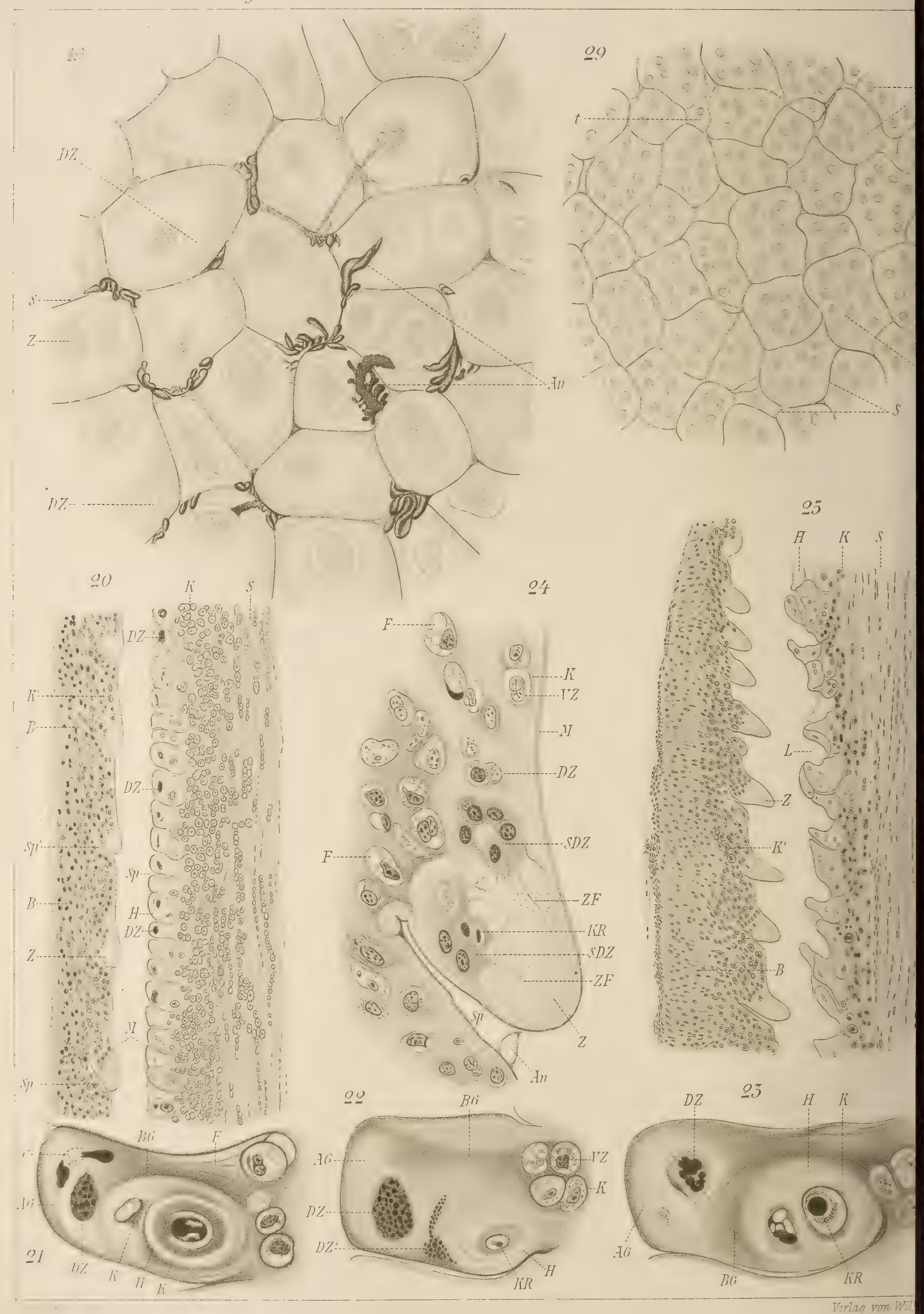

4
5
10
Sp
Sp
b
b
KK
KK
An
DZ
H
Sp
M
Sp
M
s
8
9
11
13
12
D
M'
DZ
Z
M
V
Z'
DZ
Sp
M
b
M
s
M
DZ
K
DZ
B
M
Z
KK
DZ
Z
15
DZ'
i
K
H
M
a
Sp



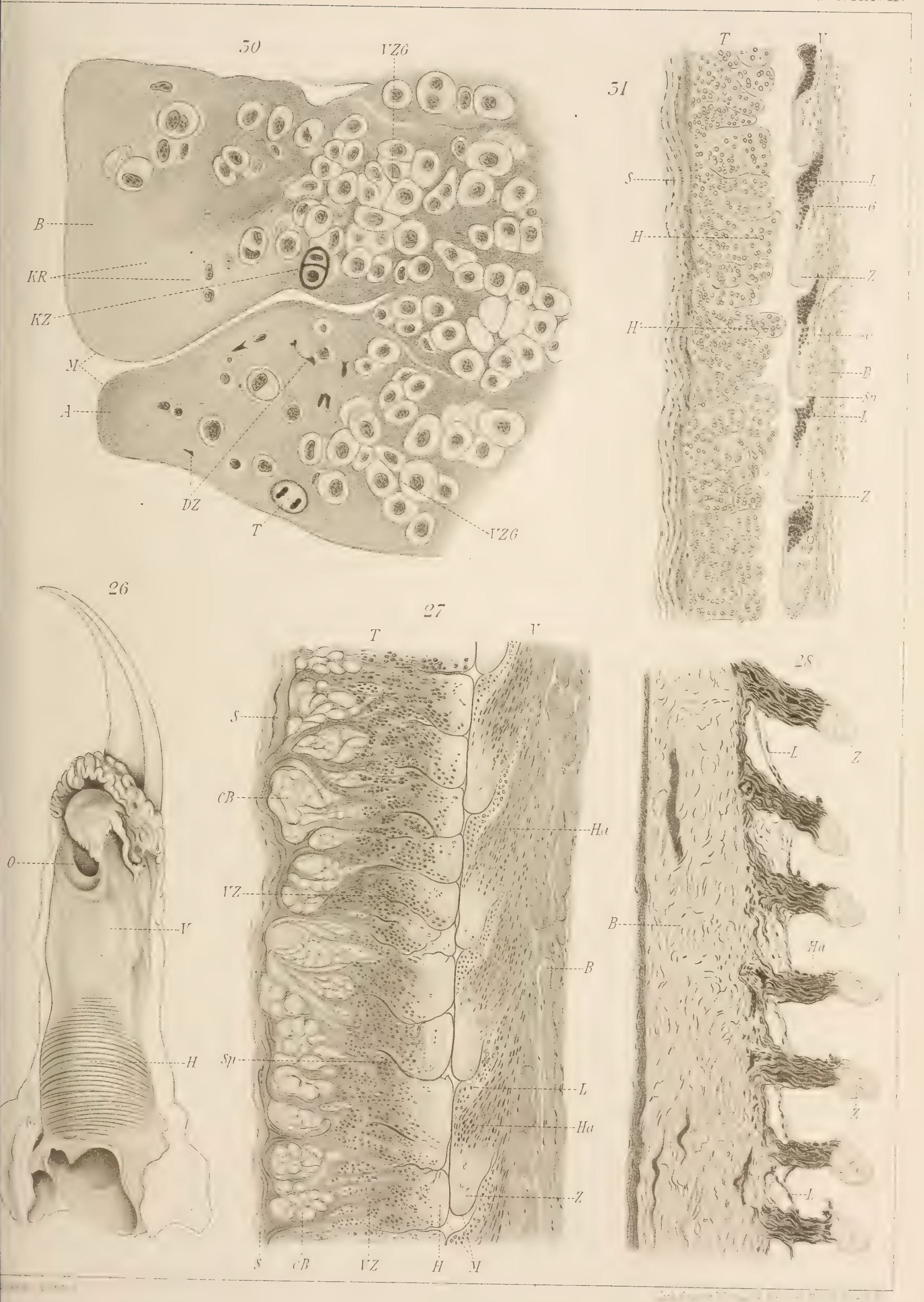

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
VZ
PS
VE'
KB
Sp'
VZ'
HS
ES
VE
DE
Sp
KK
DZ
M
H
S
B
Z
T
D
ZN

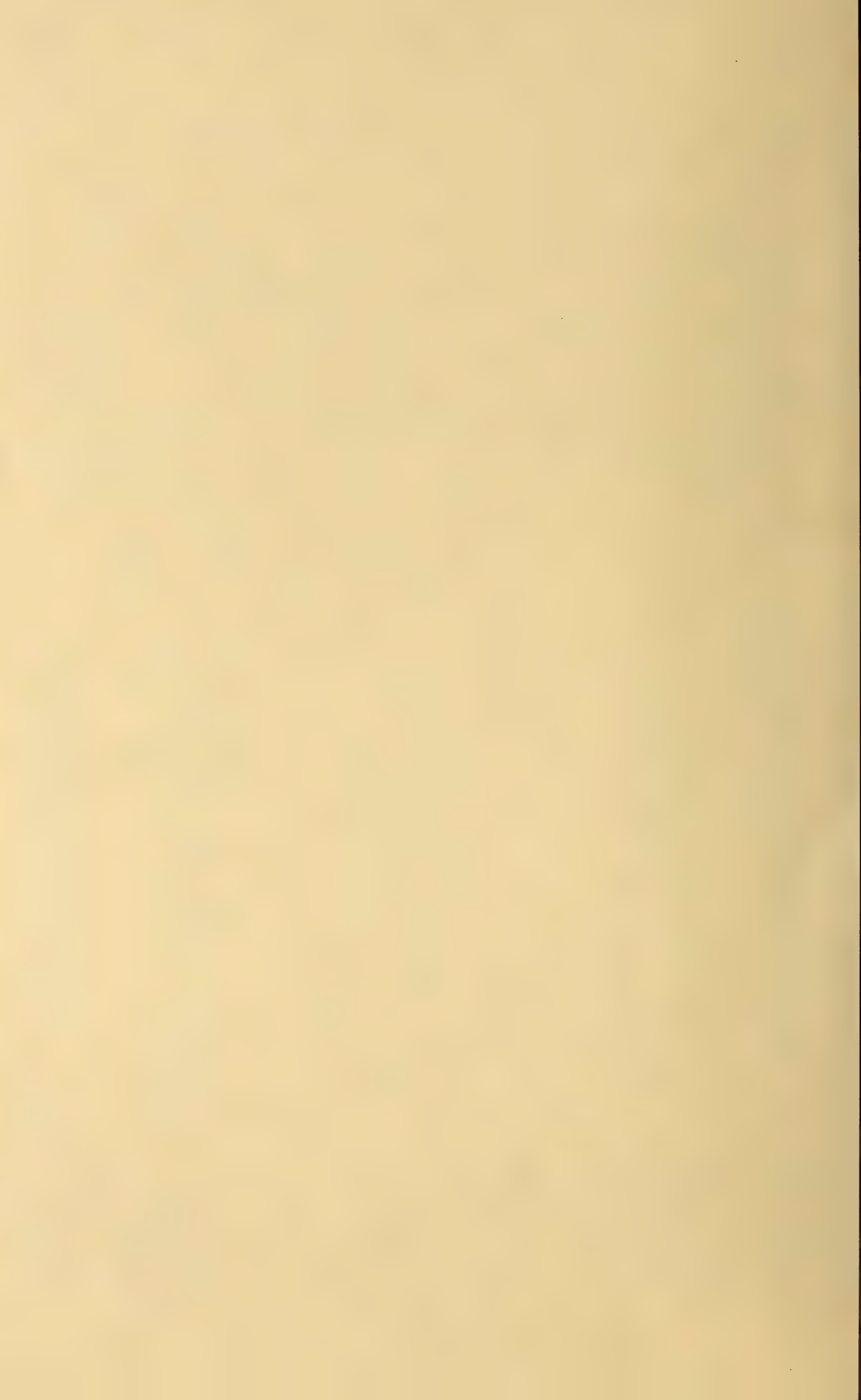


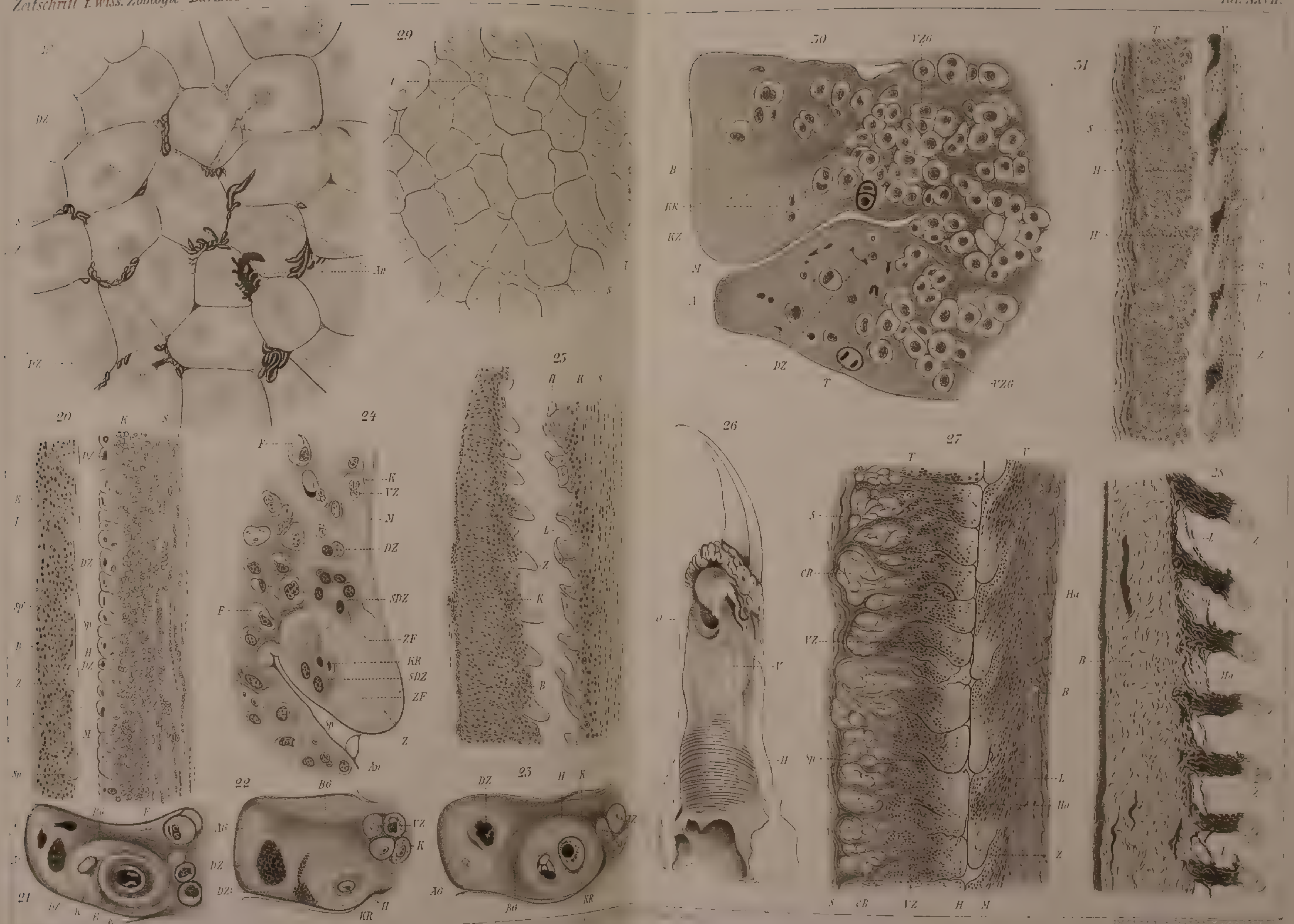


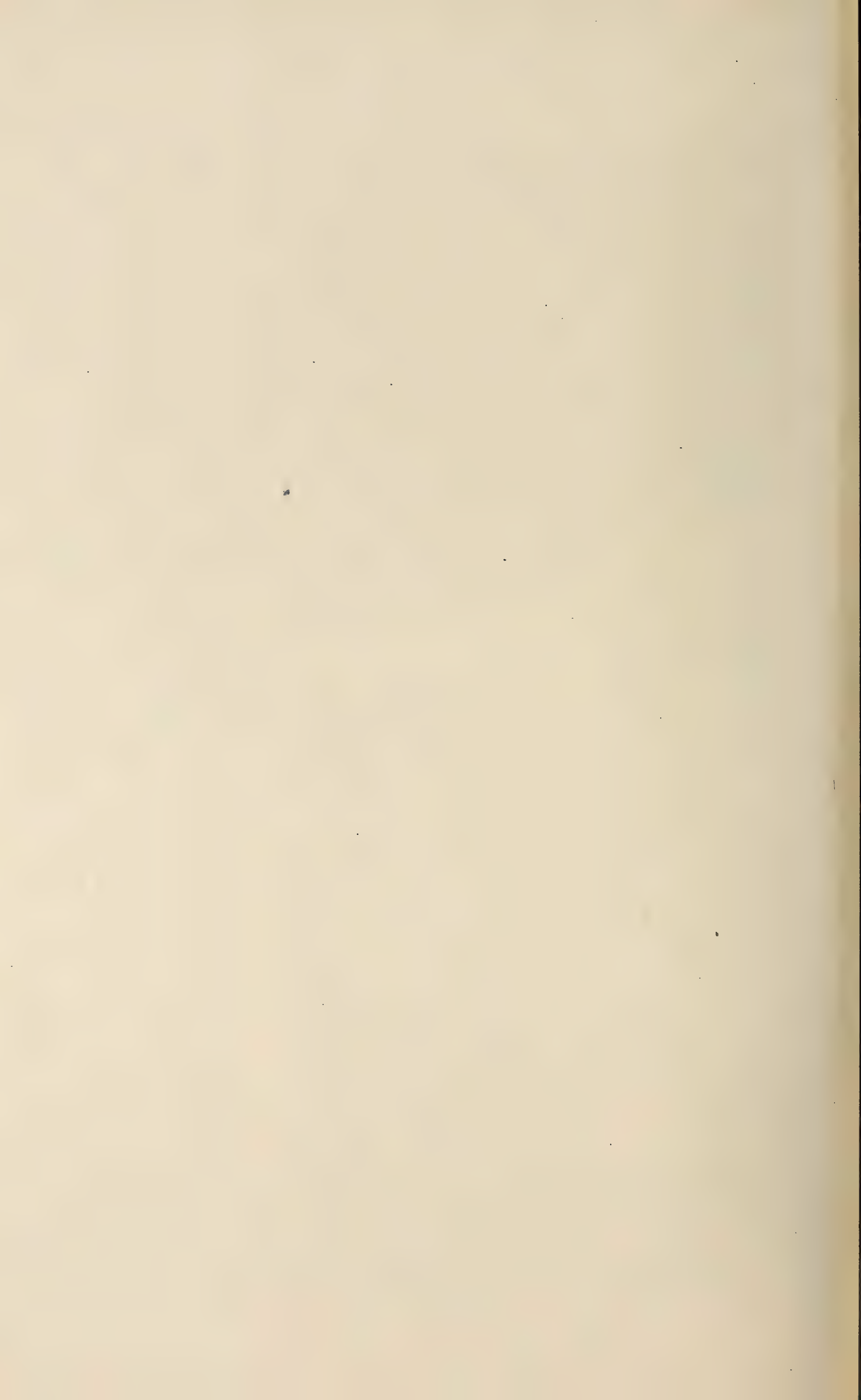


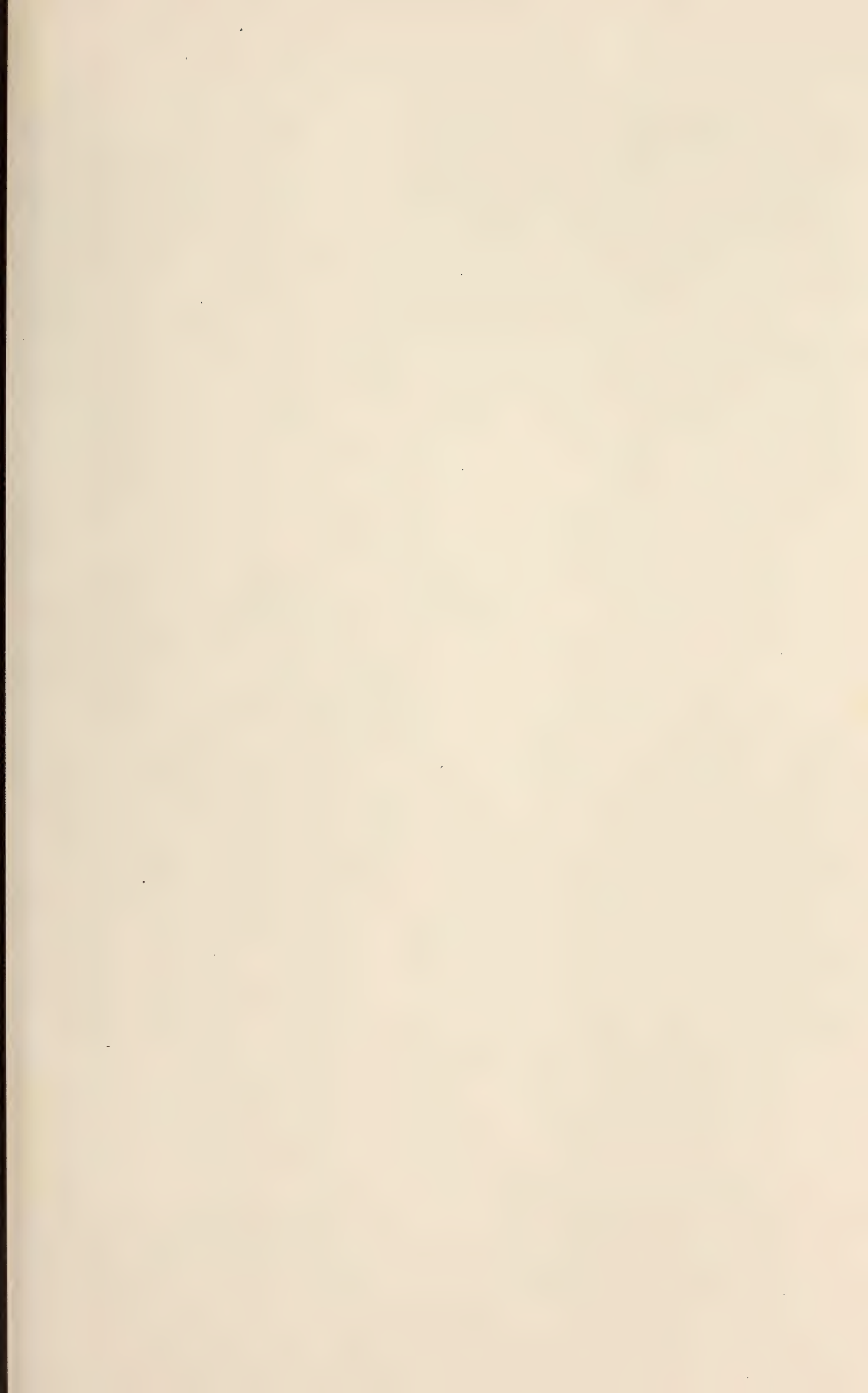
Verlag von Wil

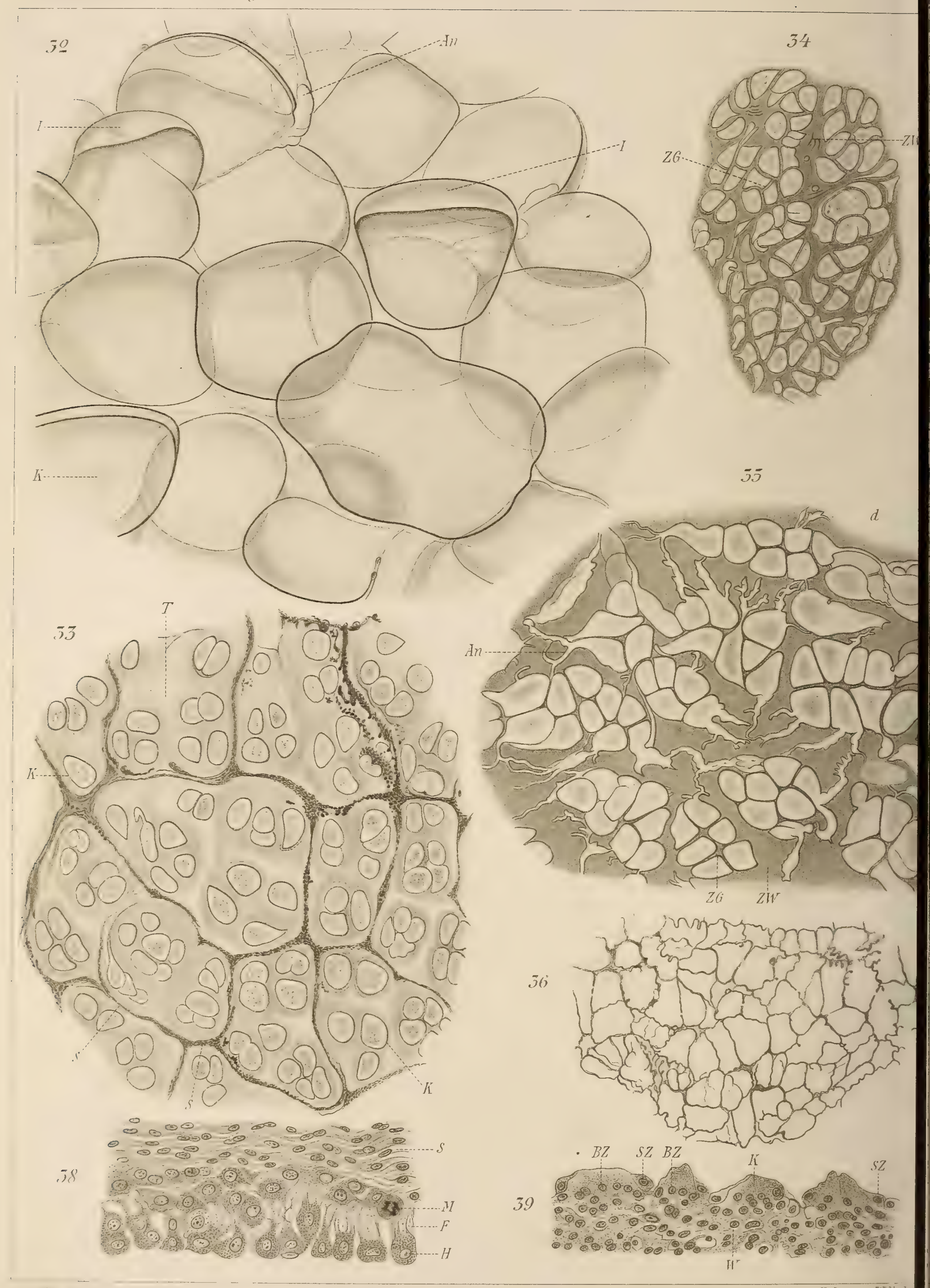

30
VZG
B
KR
KZ
M
A
DZ
T
VZG
31
T
V
S
H
H'
L
G
Z
B
Sp
L
Z
26
O
V
H
27
T
V
S
CB
Ha
VZ
B
Sp
L
Ha
Z
S
CB
VZ
H
M
28
L
Z
B
Ha
Z
L



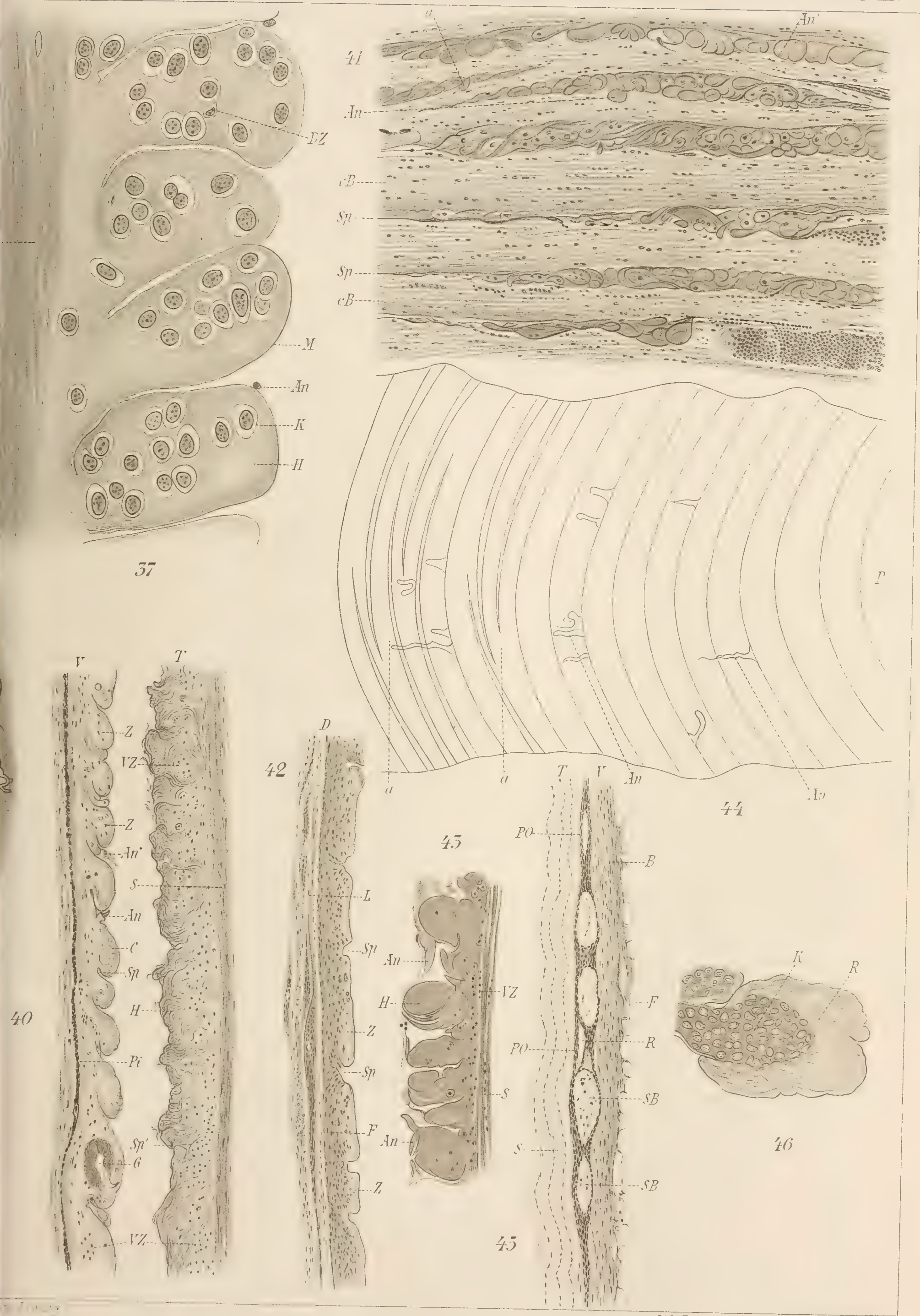




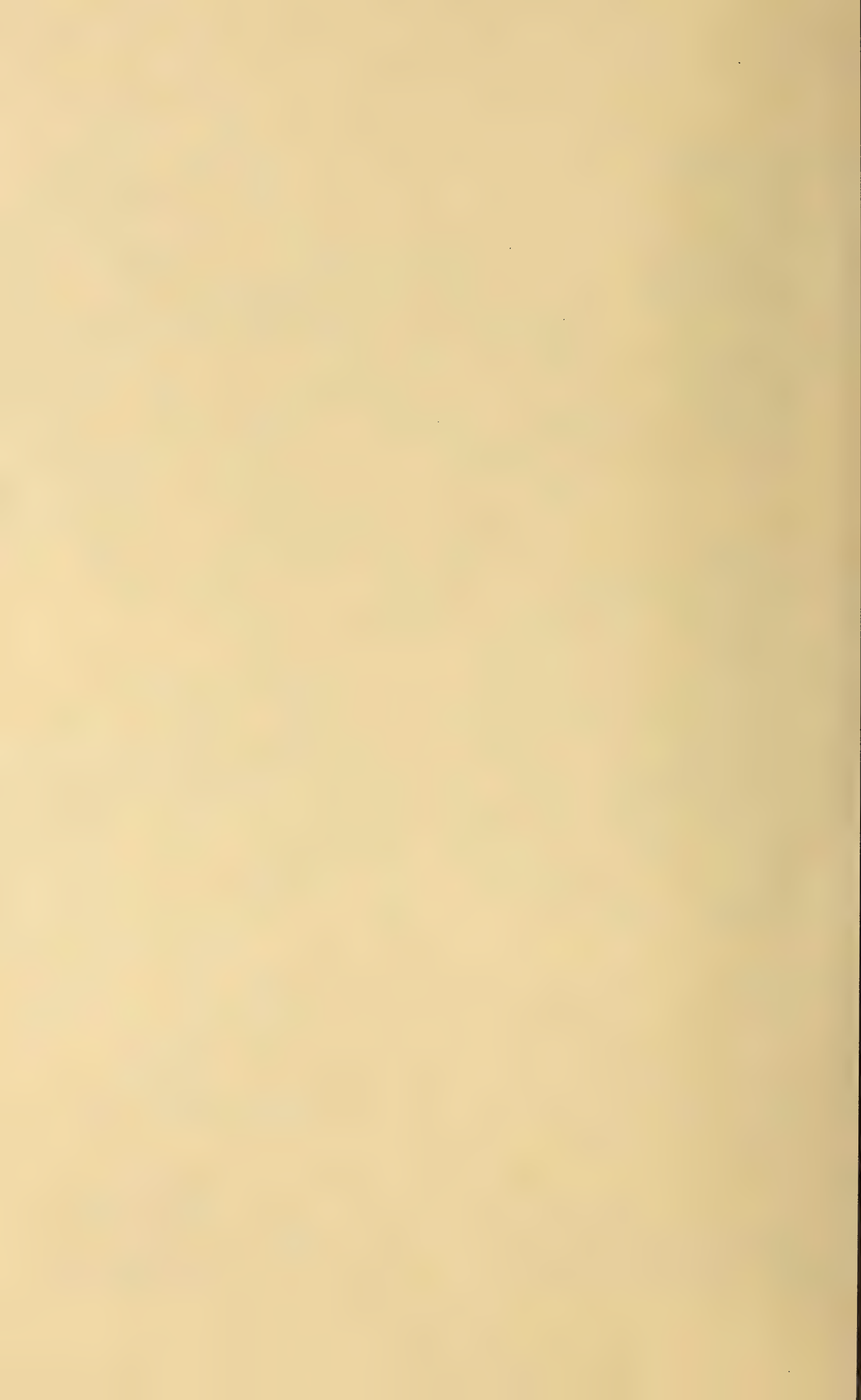


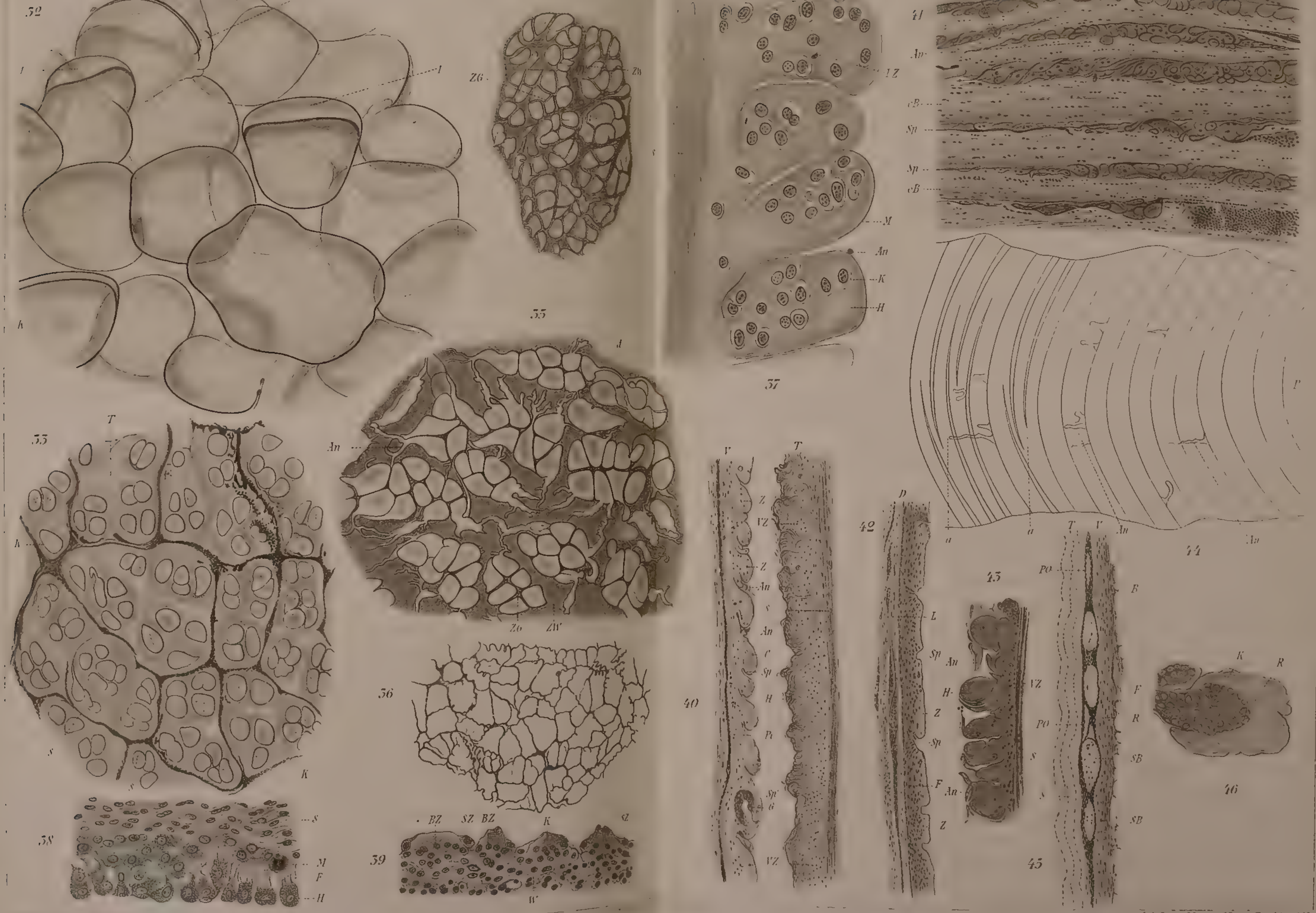


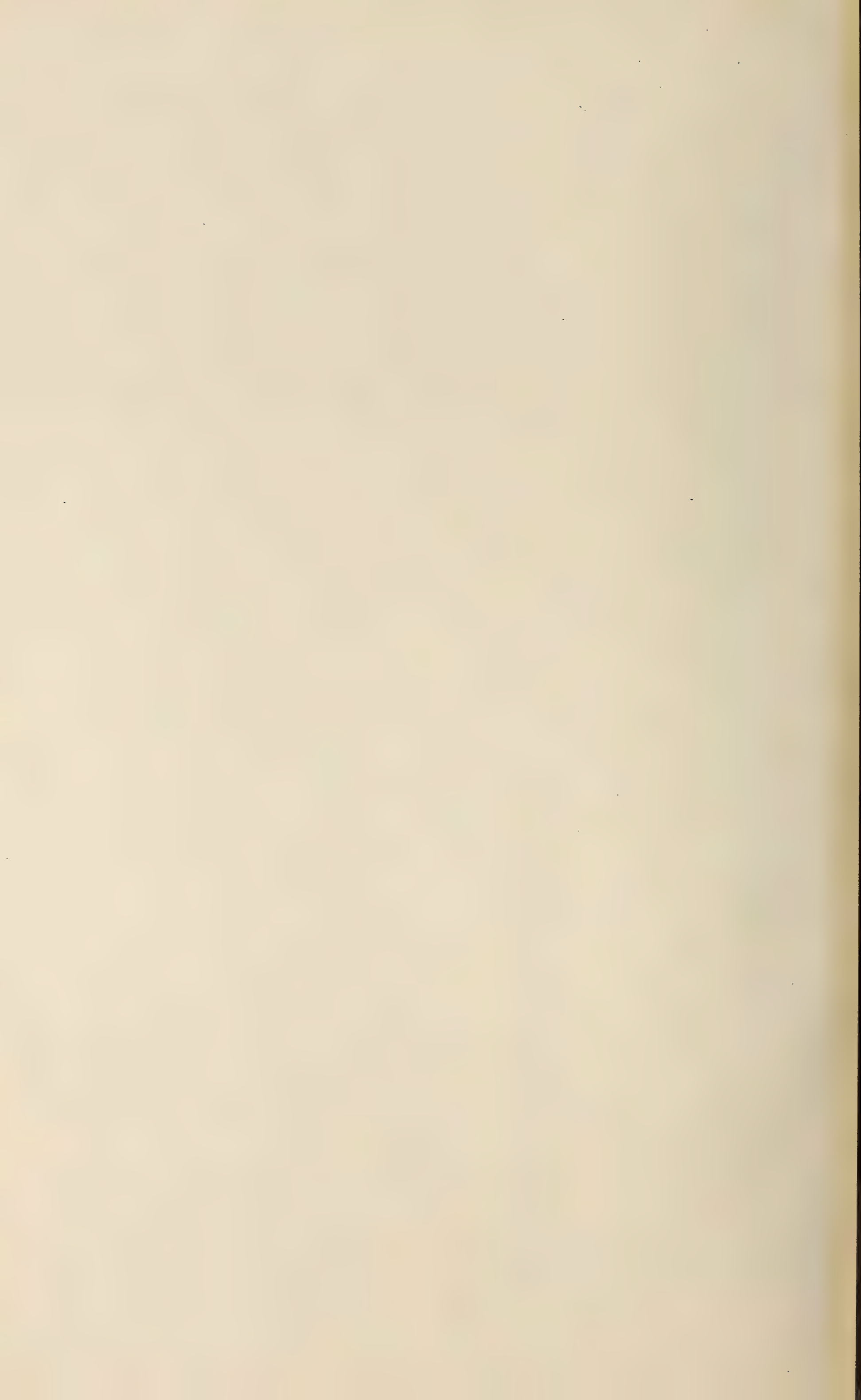
Verlag von Wilhel

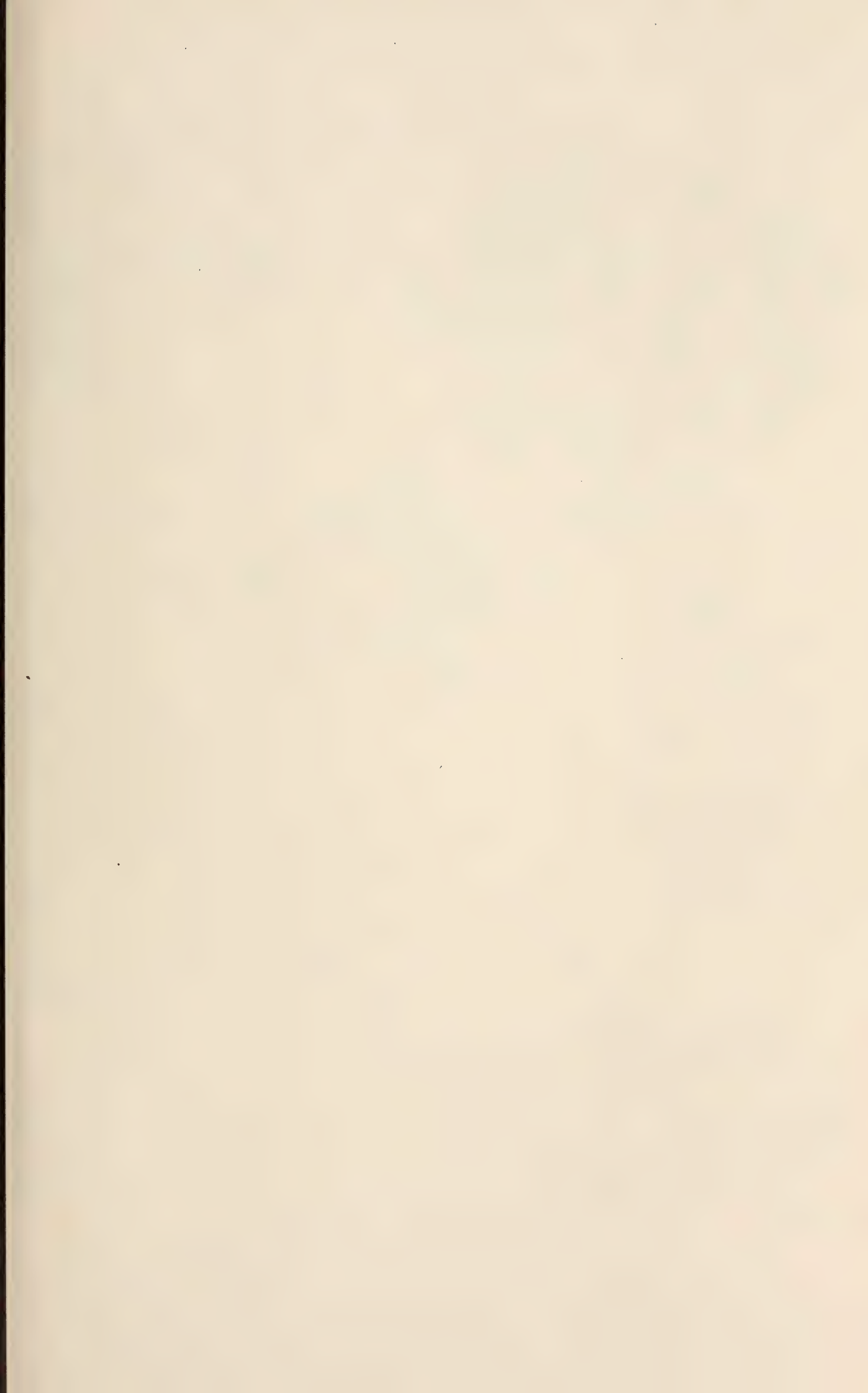


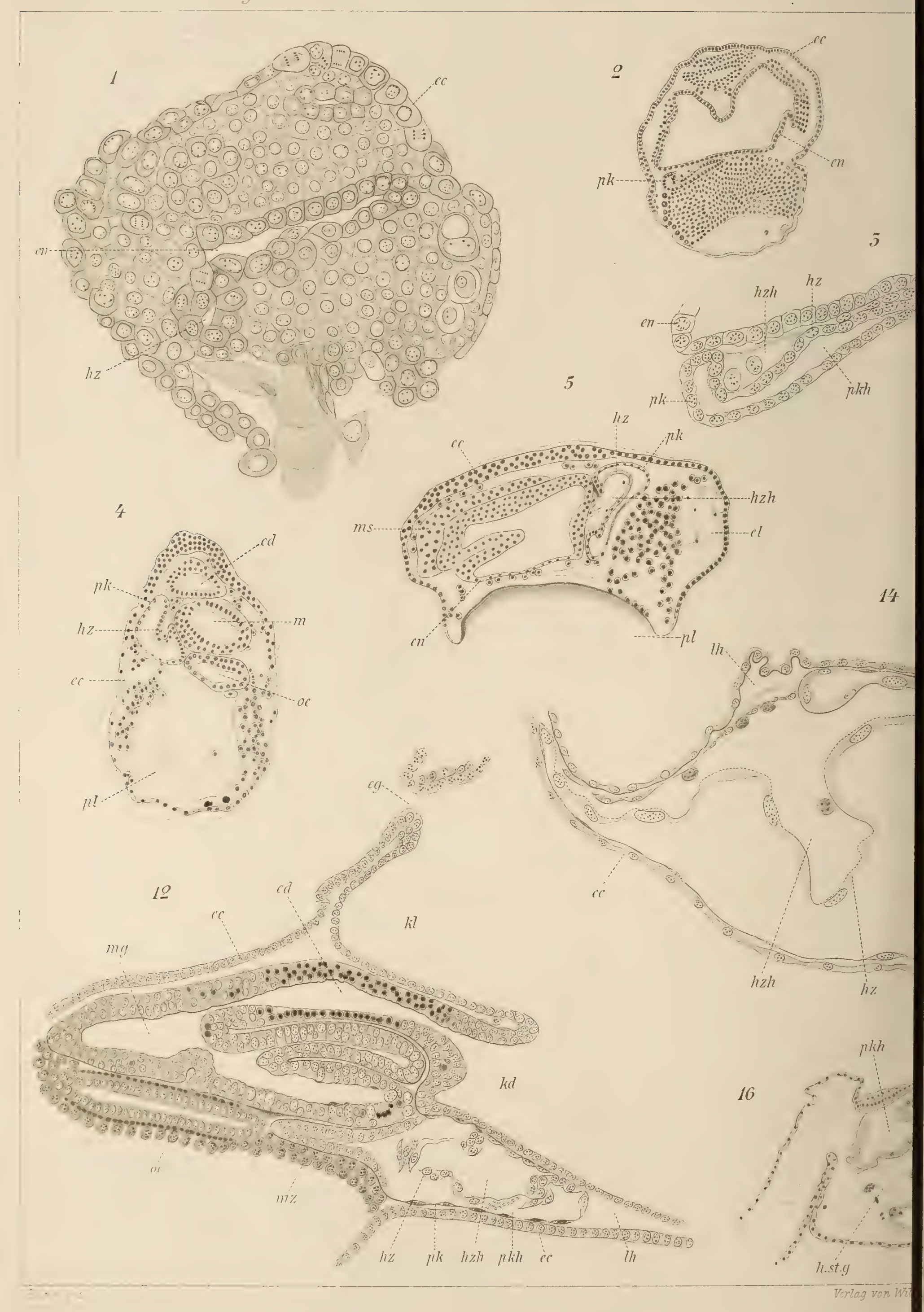
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Fra




32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46



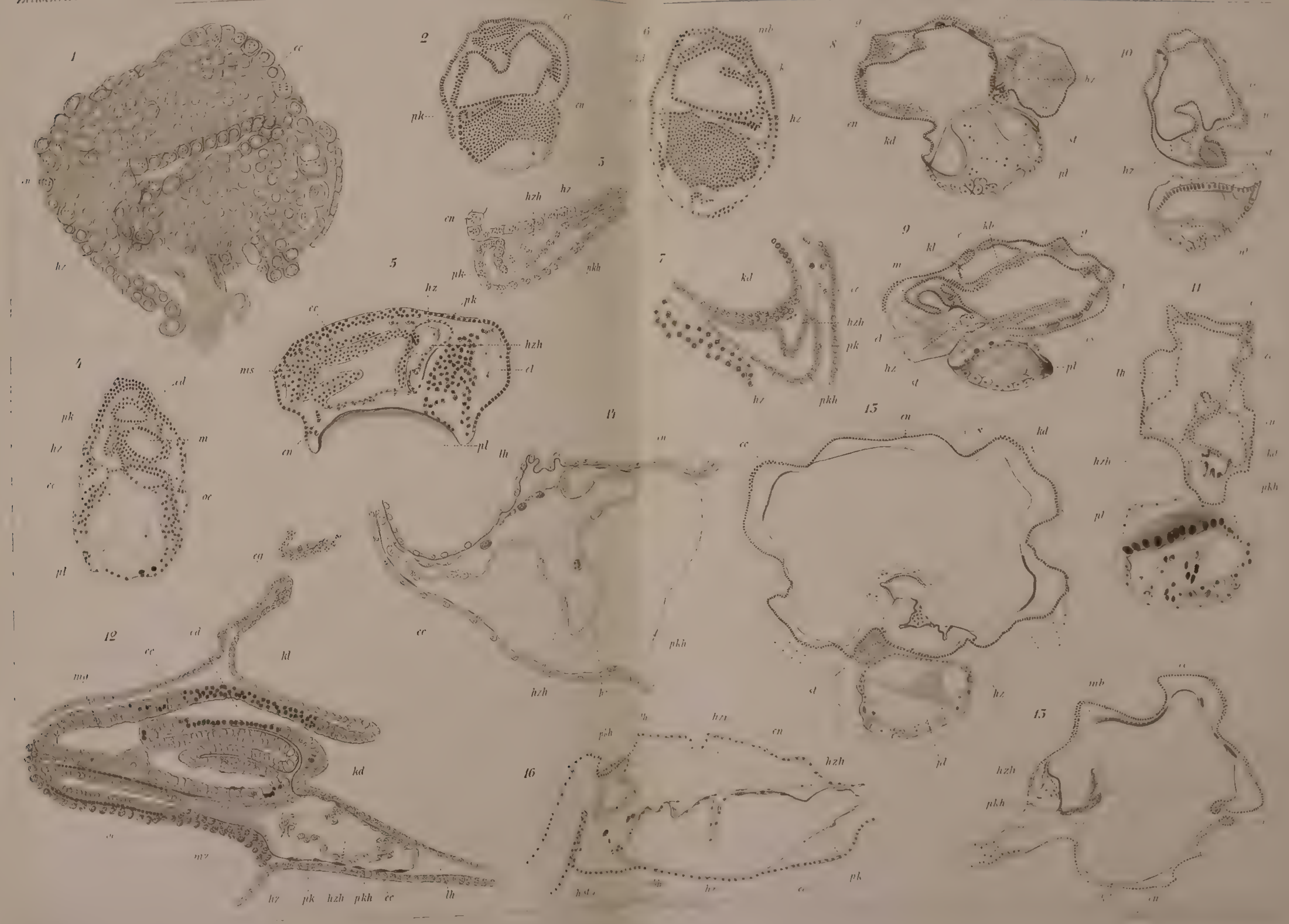


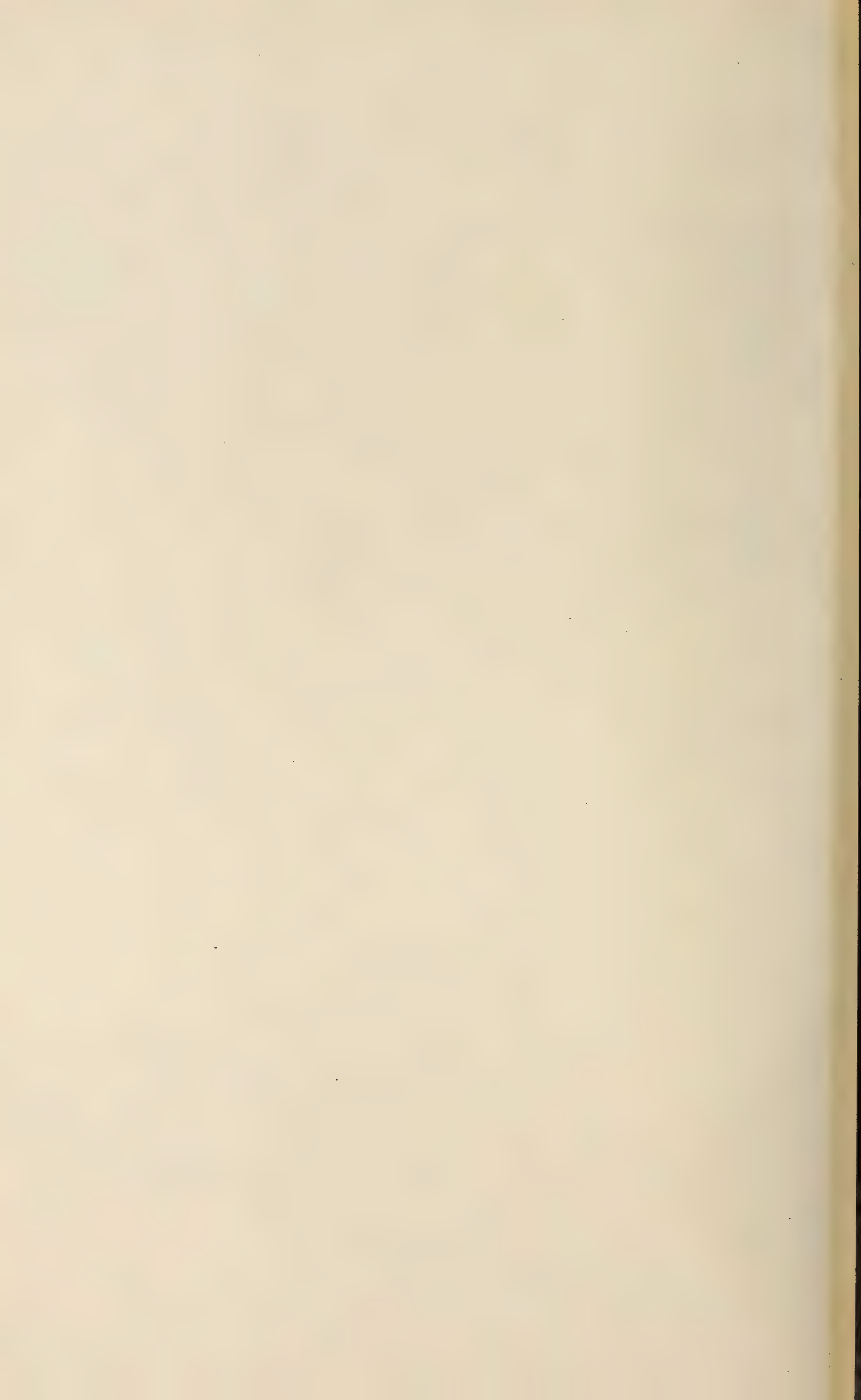


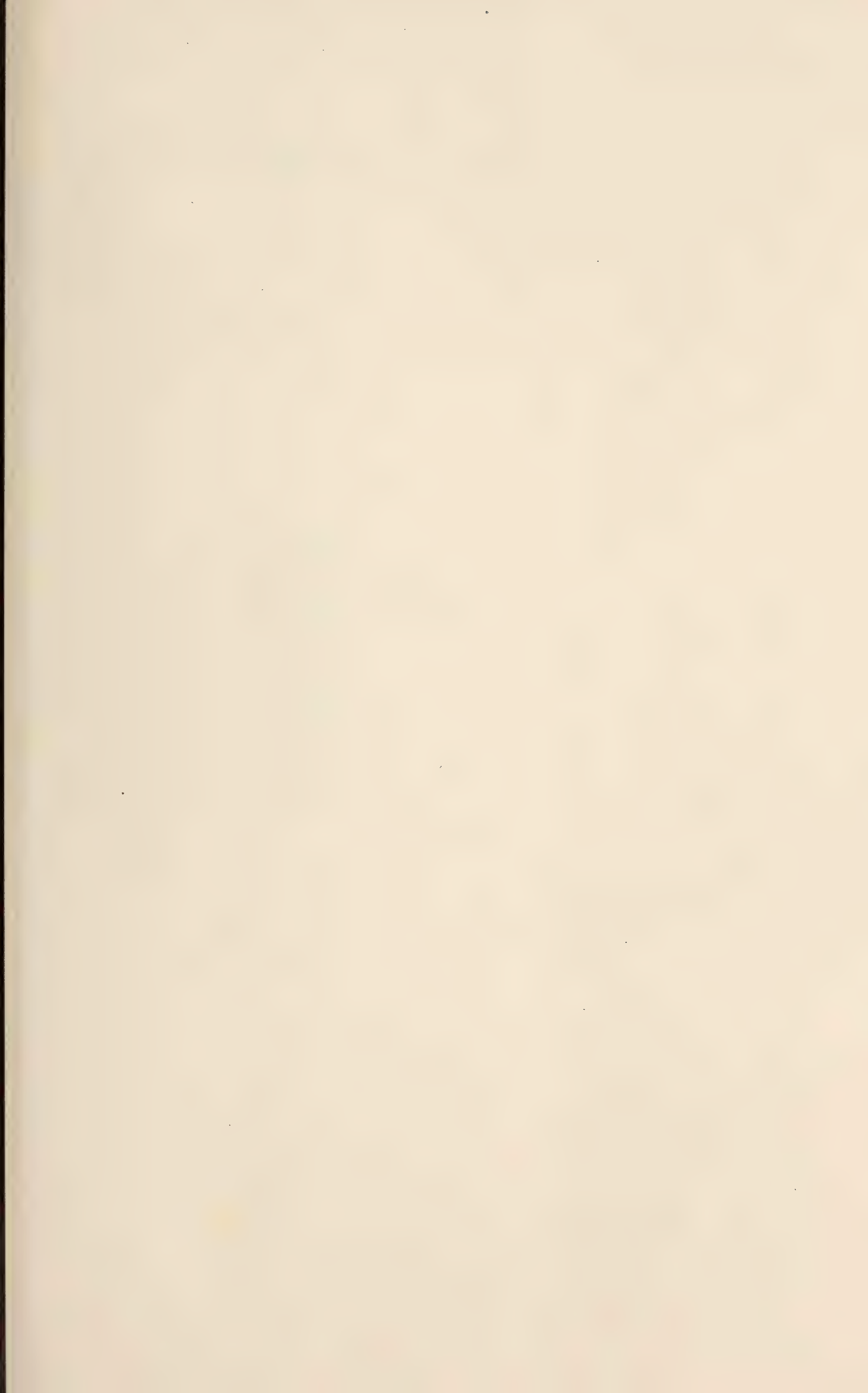
Verlag von Wil

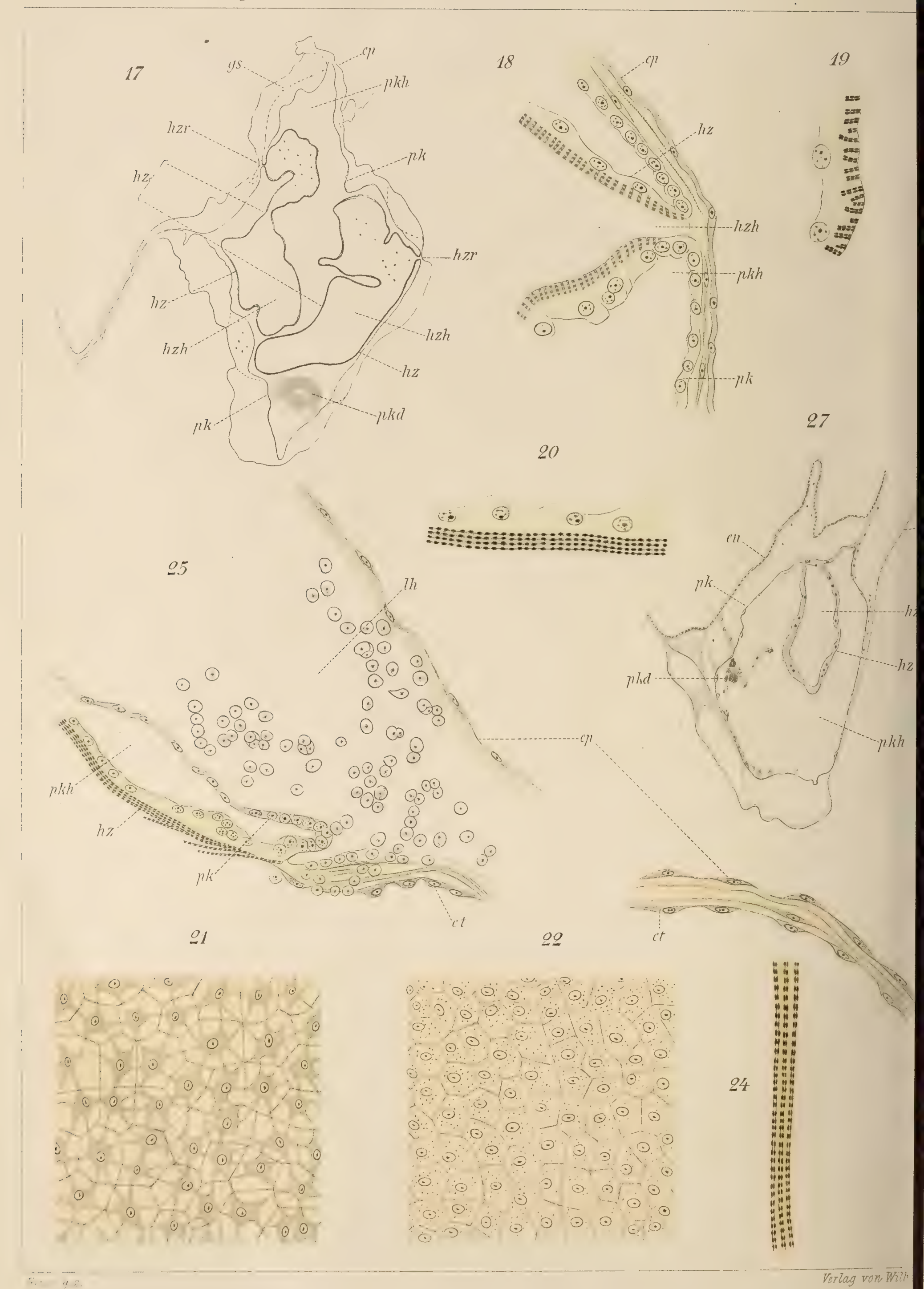

mb
k
hz
8
g
cc
hz
cn
kd
st
pl
10
c
cc
cn
st
hz
pl
7
kd
cc
hzh
pk
hz
pkh
9
kb
g
kl
c
m
i
es
cl
hz
st
pl
11
c
cc
lh
cn
kd
hzh
pkh
pl
15
cn
kd
cc
cn
pkh
st
hz
pl
hzr
cn
hzh
pk
hz
cc
13
mb
cc
hzh
pkh
c
kd
cn

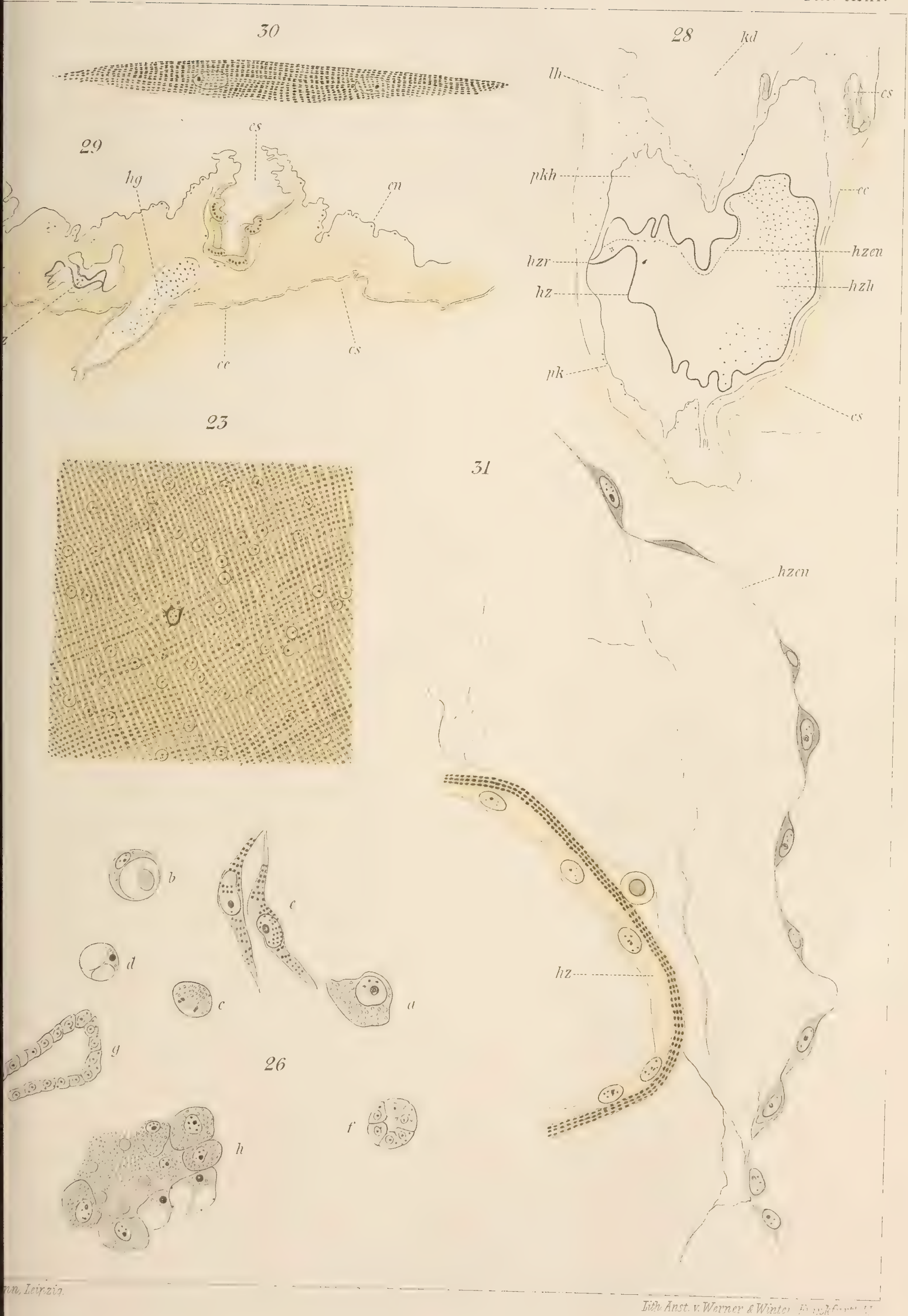



1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
cc
cn
pk
hz
hzh
pkh
kd
pl
ms
m
mb
st
lh



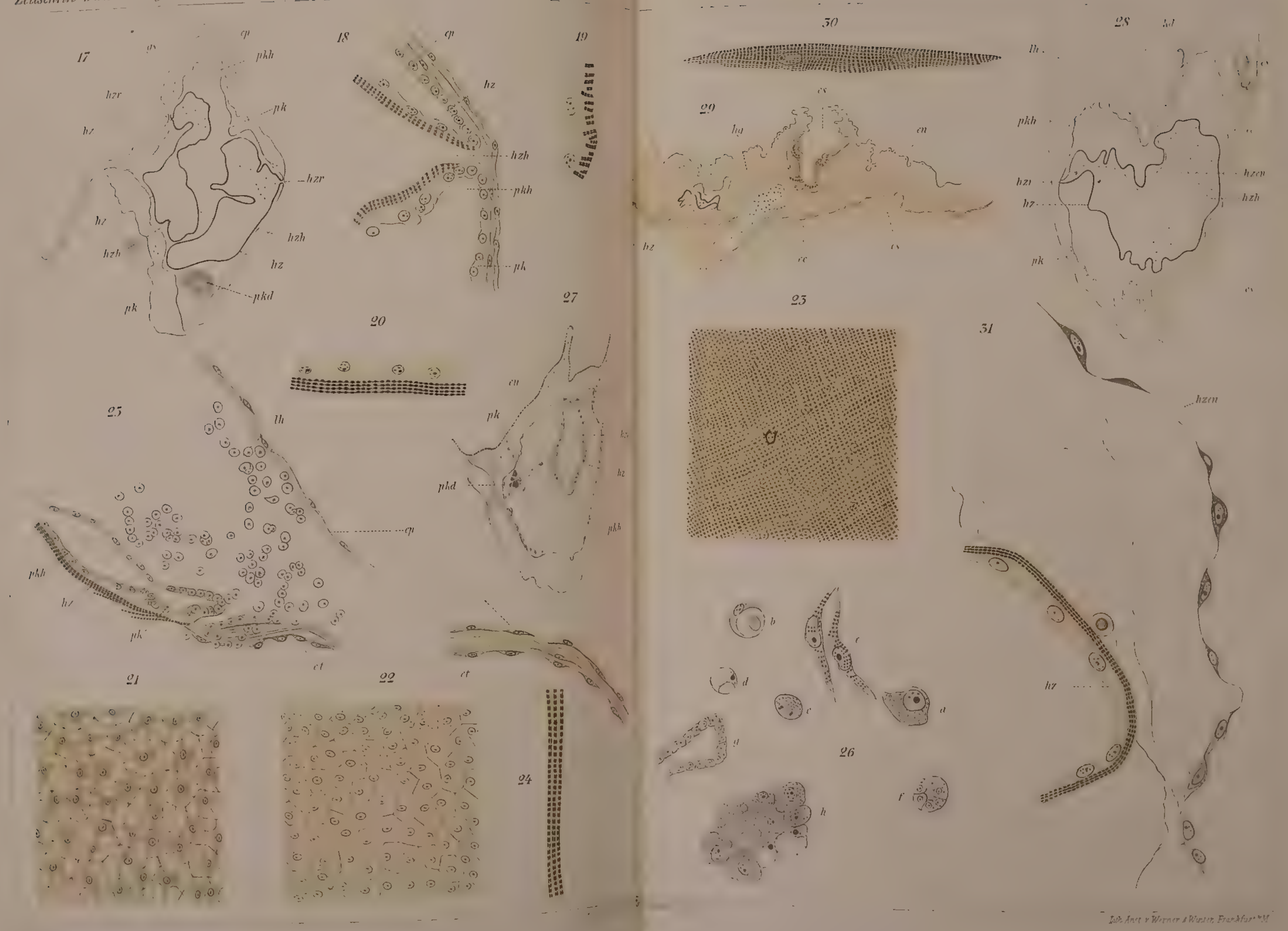



17
gs
ep
pkh
hzr
pk
hz
hzr
hz
hzh
hzh
hz
pk
pkd
18
ep
hz
hzh
pkh
pk
19
20
27
cu
pk
pkd
hz
hz
pkh
25
lh
ep
pkh
hz
pk
ct
ct
21
22
24

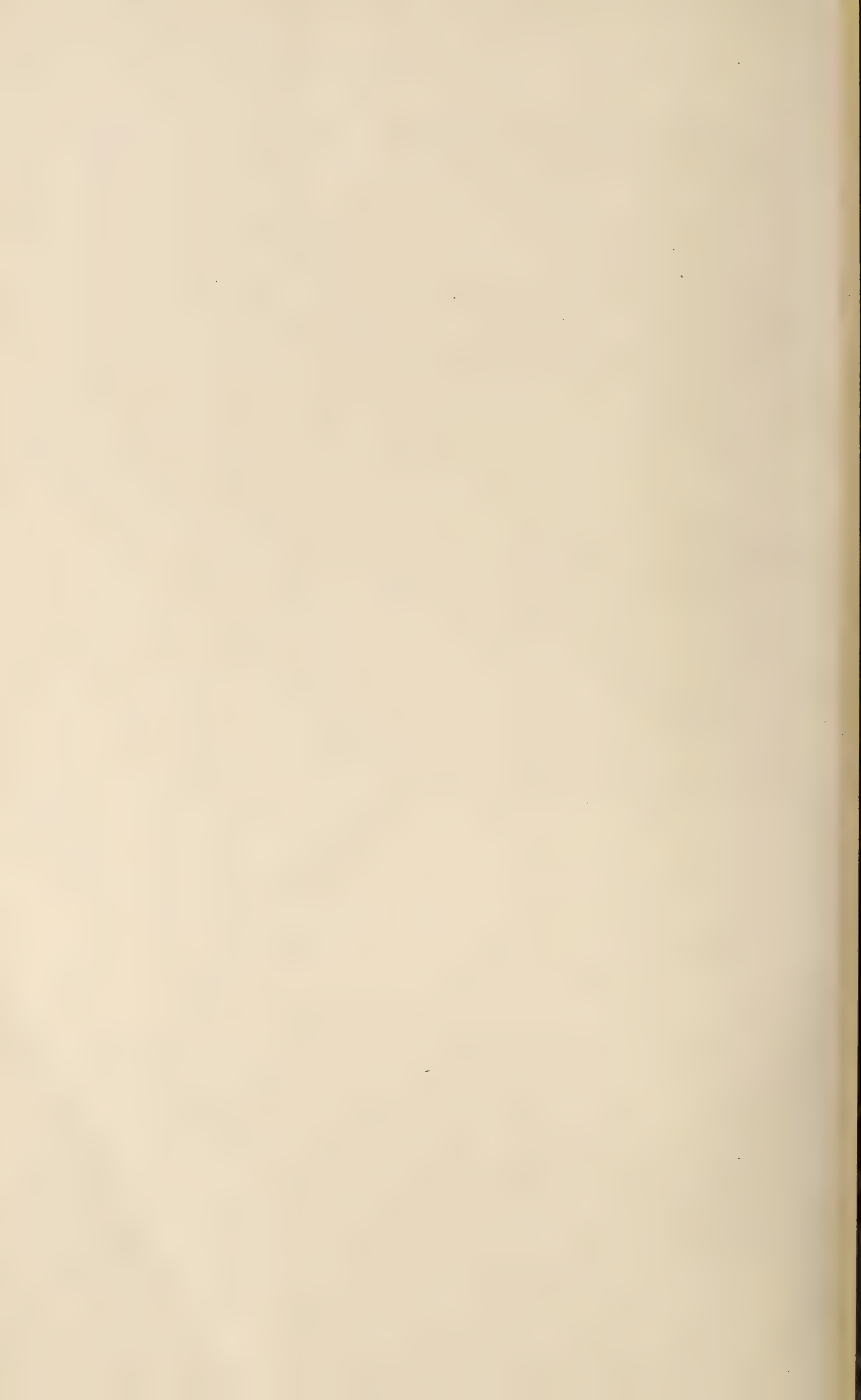


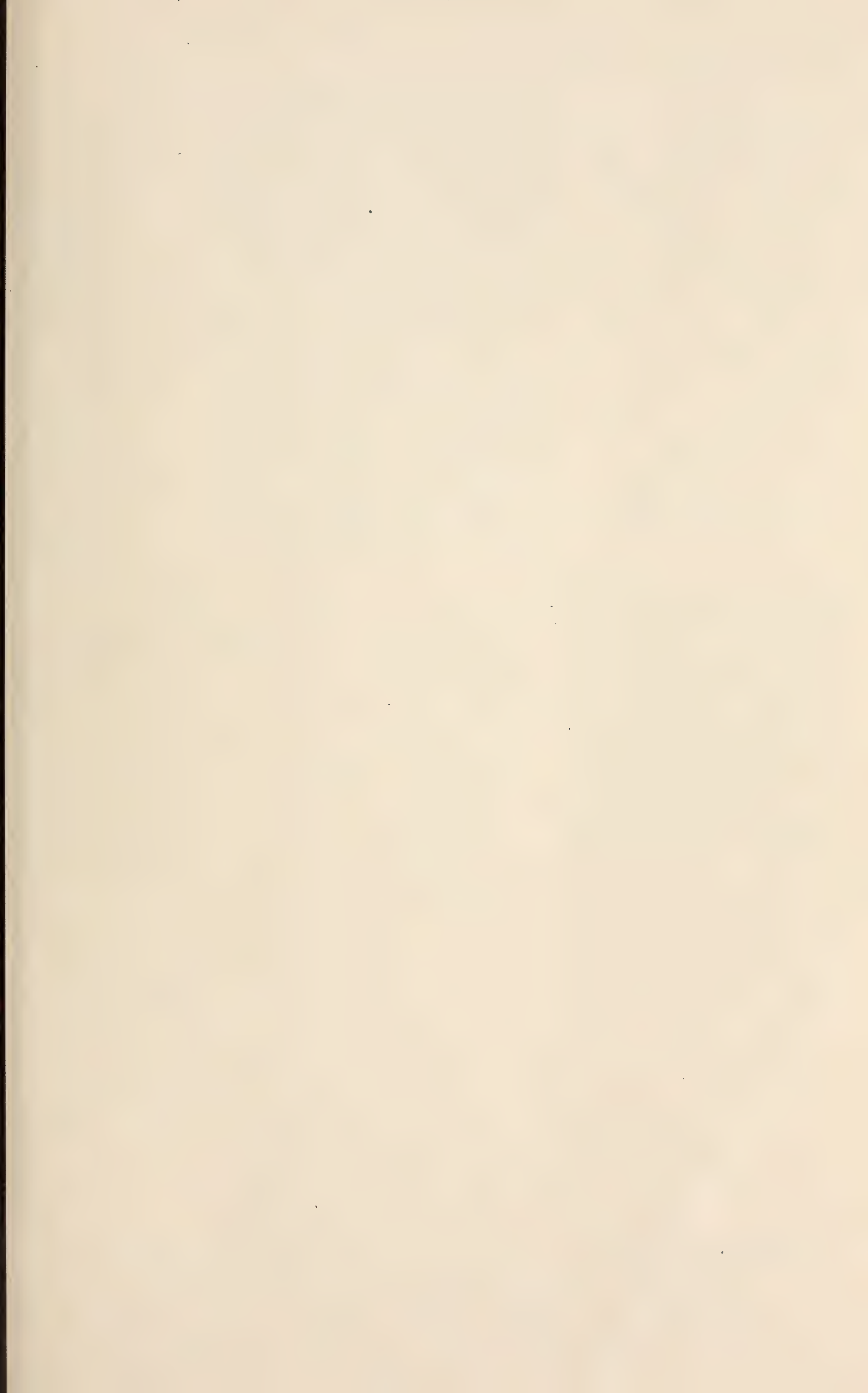
nn, Leipzig.
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt M.

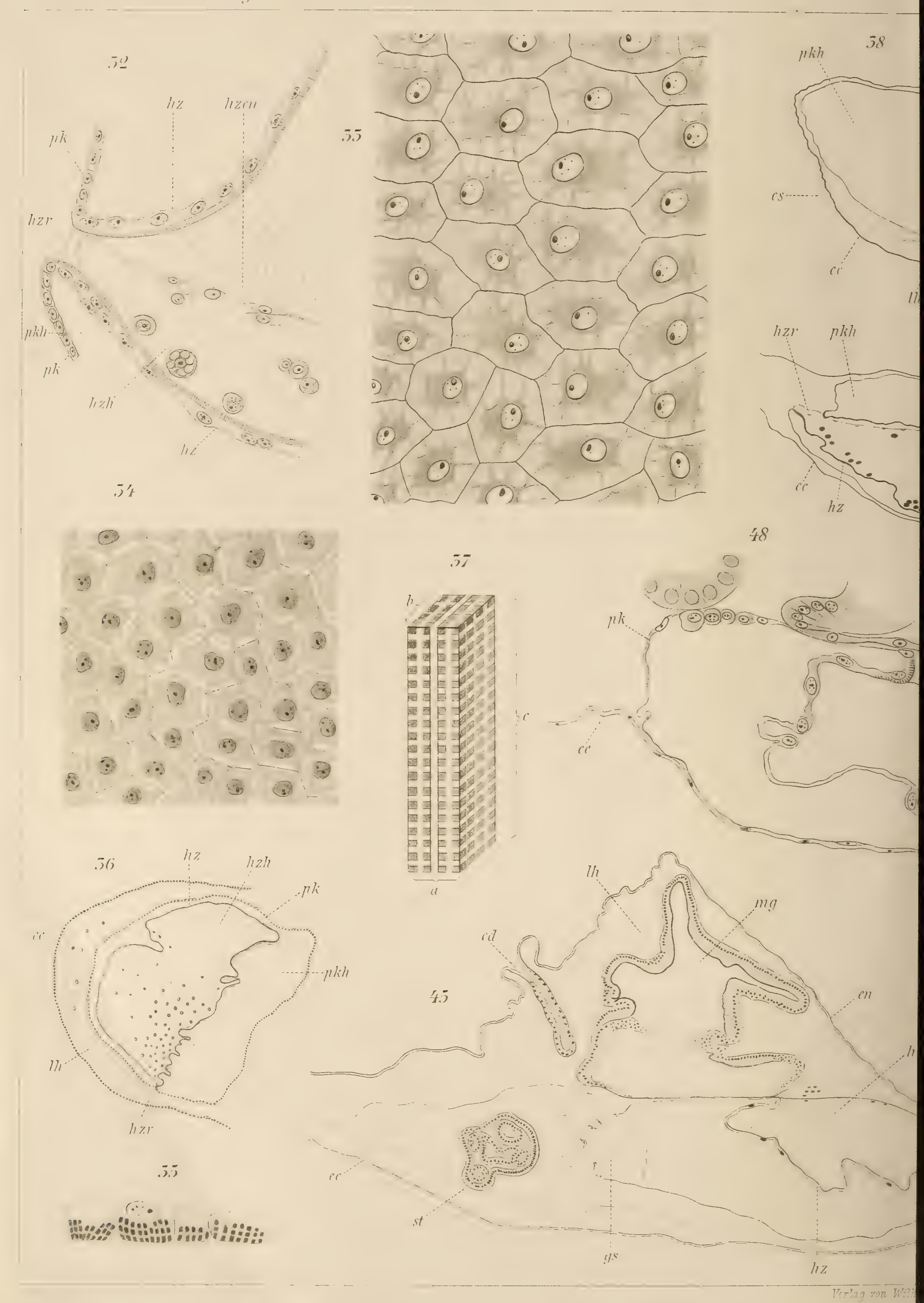




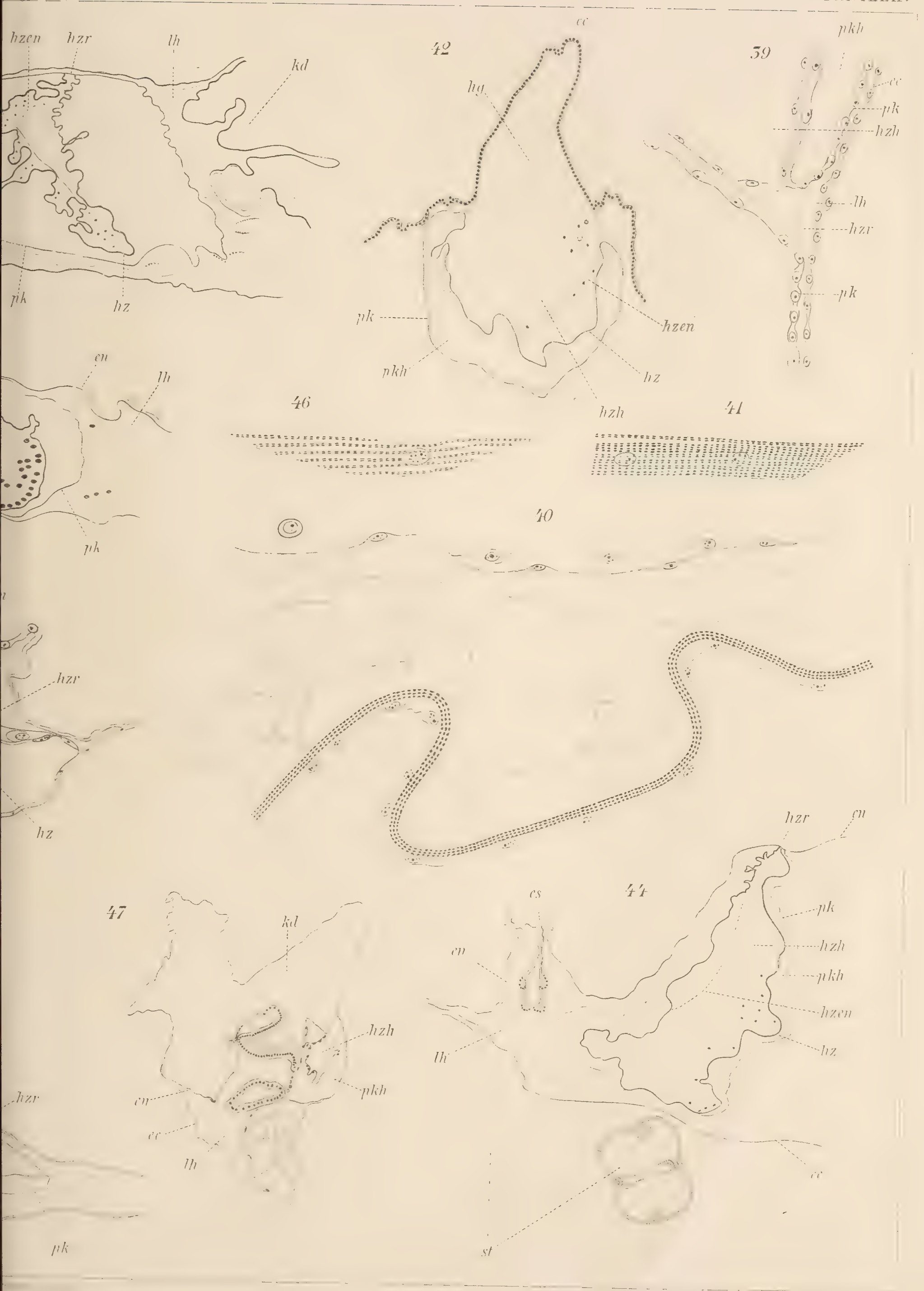
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt ᵃM.

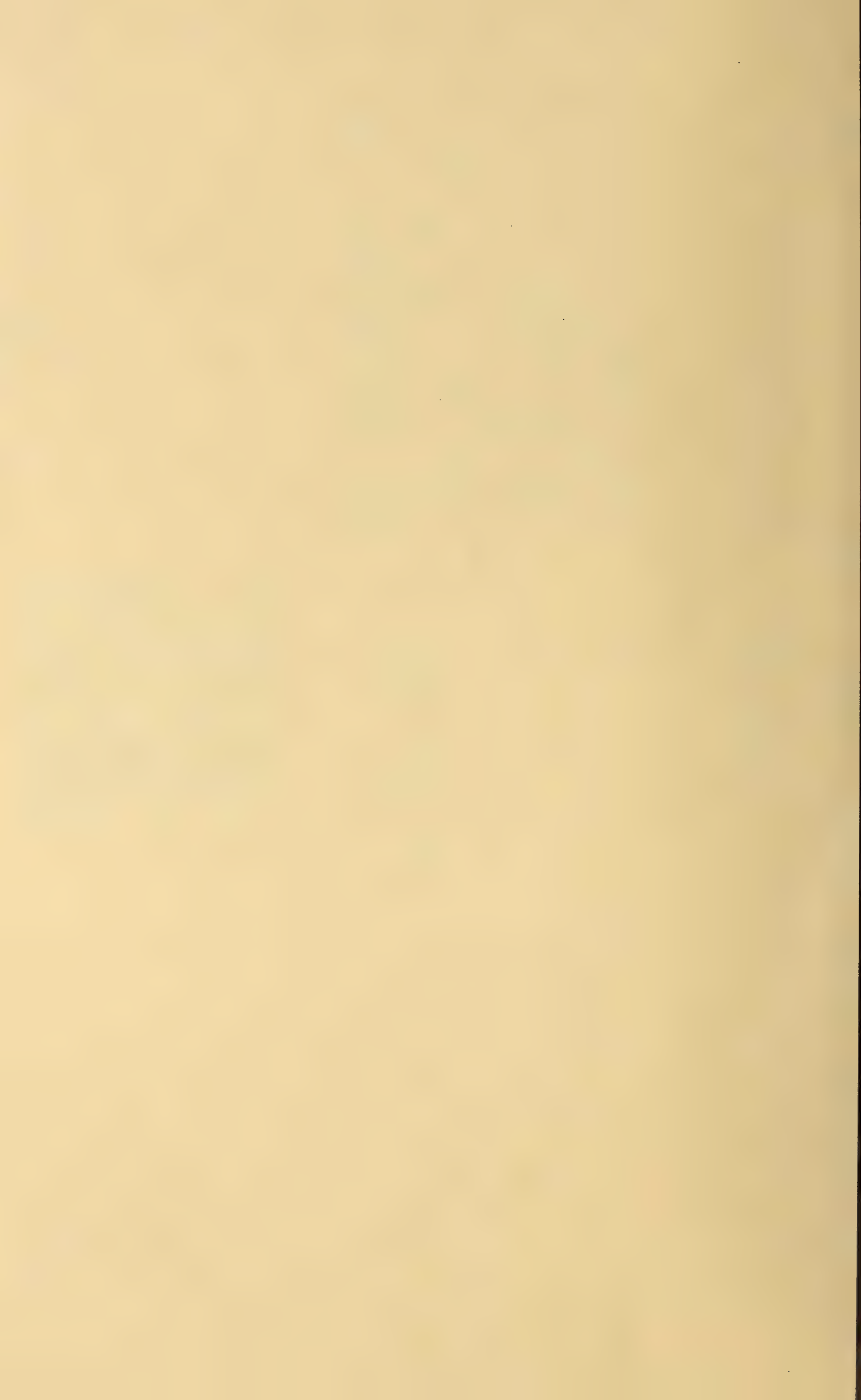




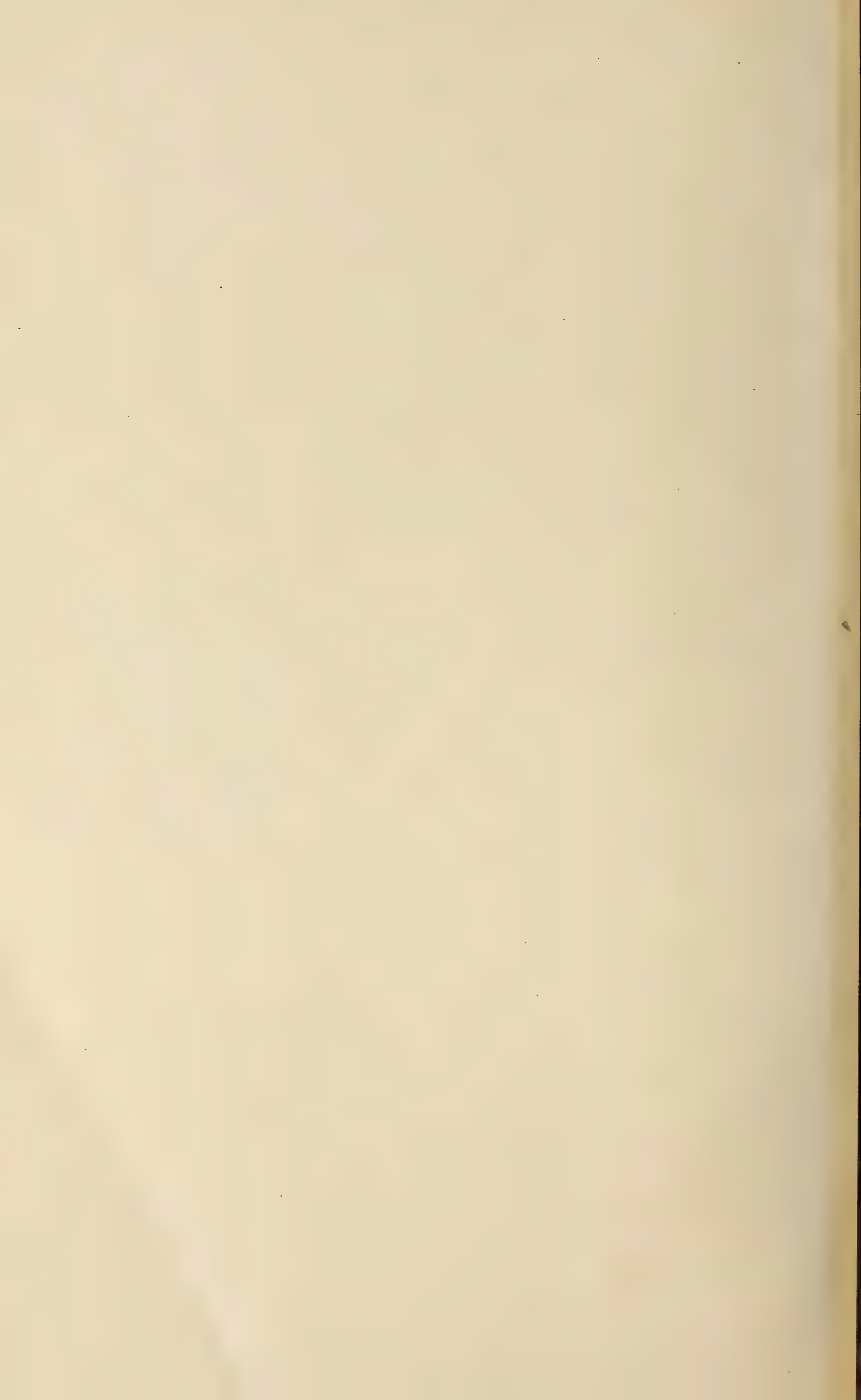


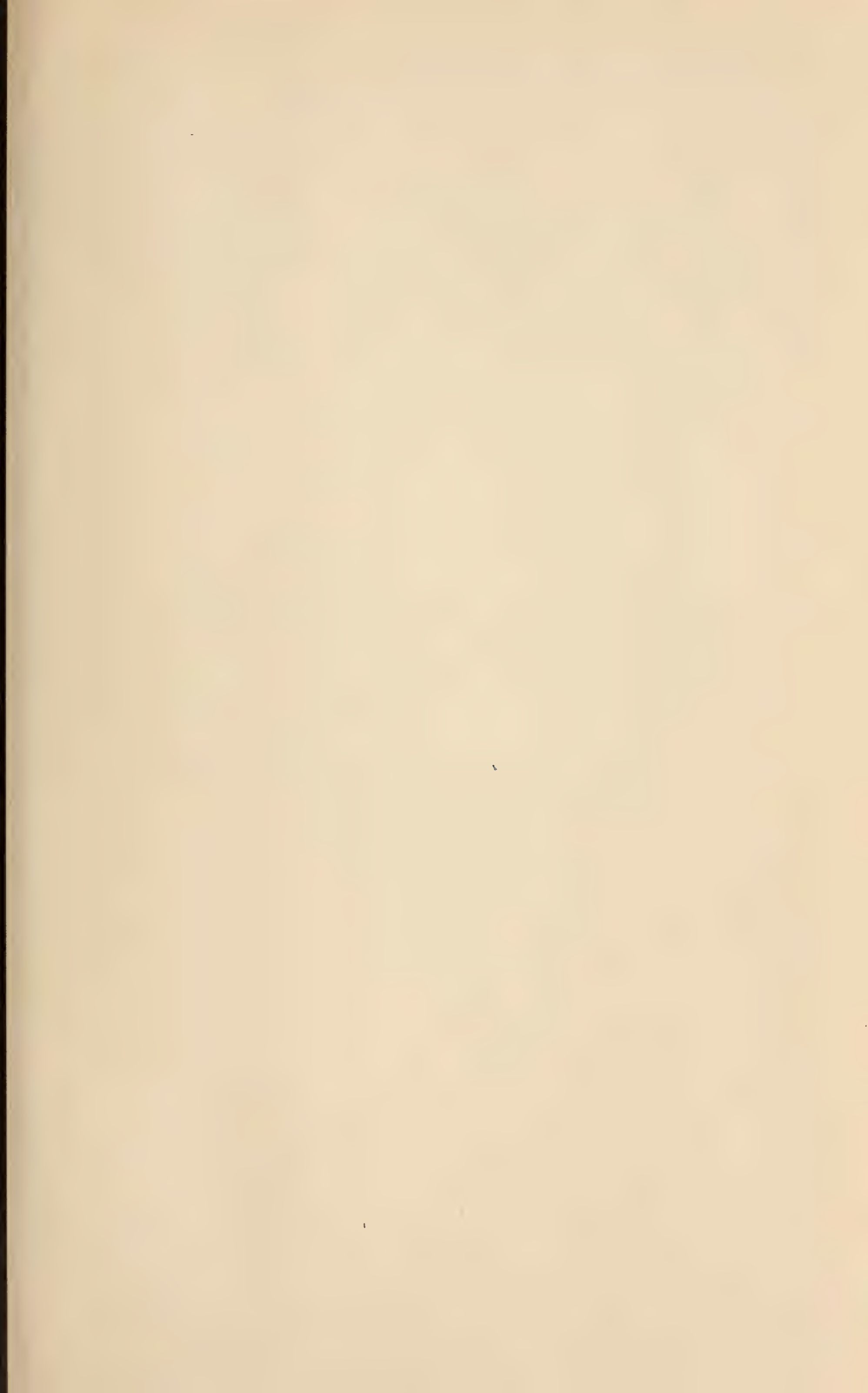
Verlag von Wil

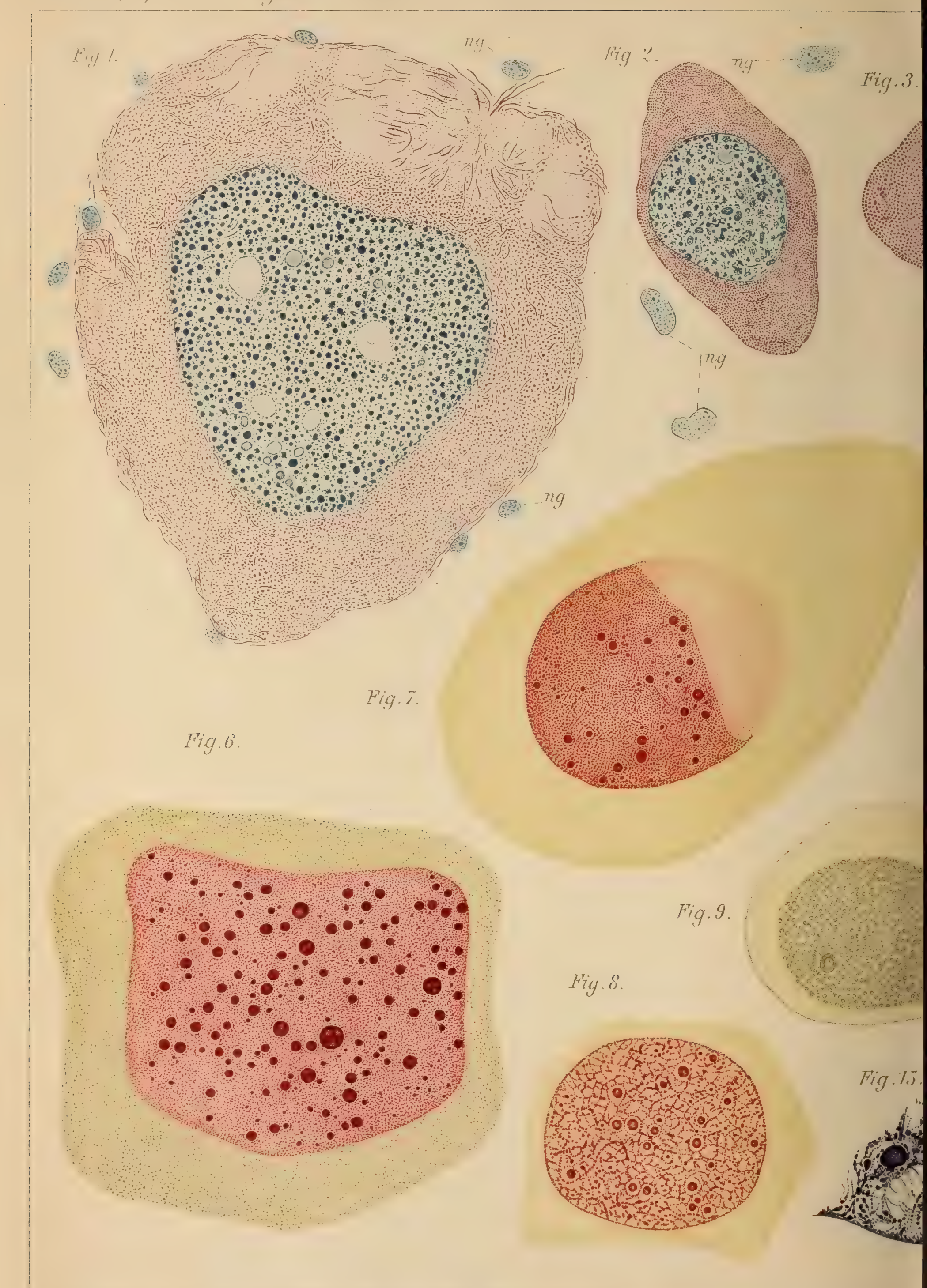

hzen
hzr
lh
kd
pk
hz
42
cc
hg
pk
pkh
hzen
hz
hzh
39
pkh
cc
pk
hzh
lh
hzr
pk
en
lh
pk
46
41
40
hzr
hz
47
kd
hzh
pkh
en
cc
lh
hzr
pk
44
hzr
en
cs
en
pk
hzh
pkh
hzen
hz
lh
cc
st

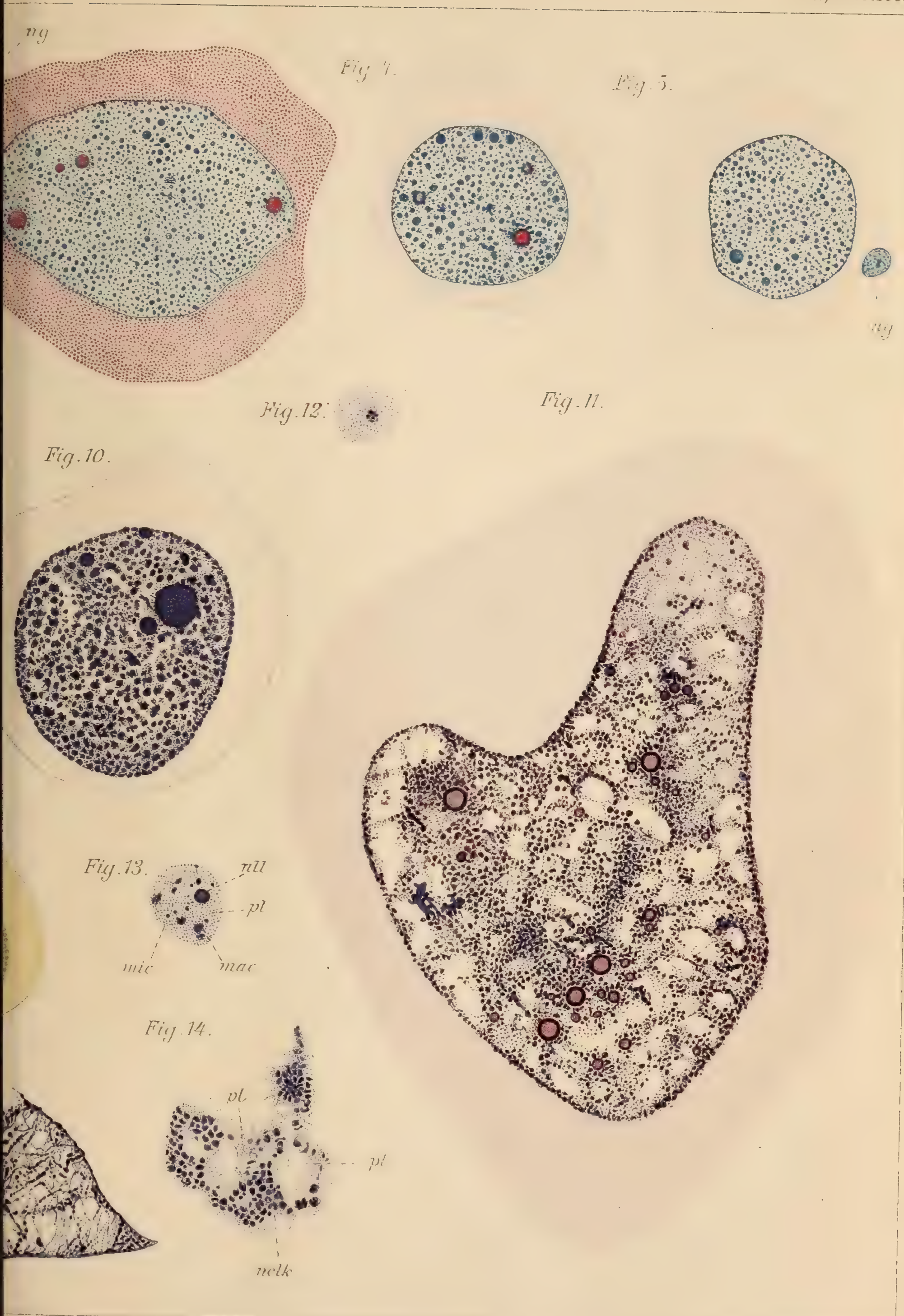


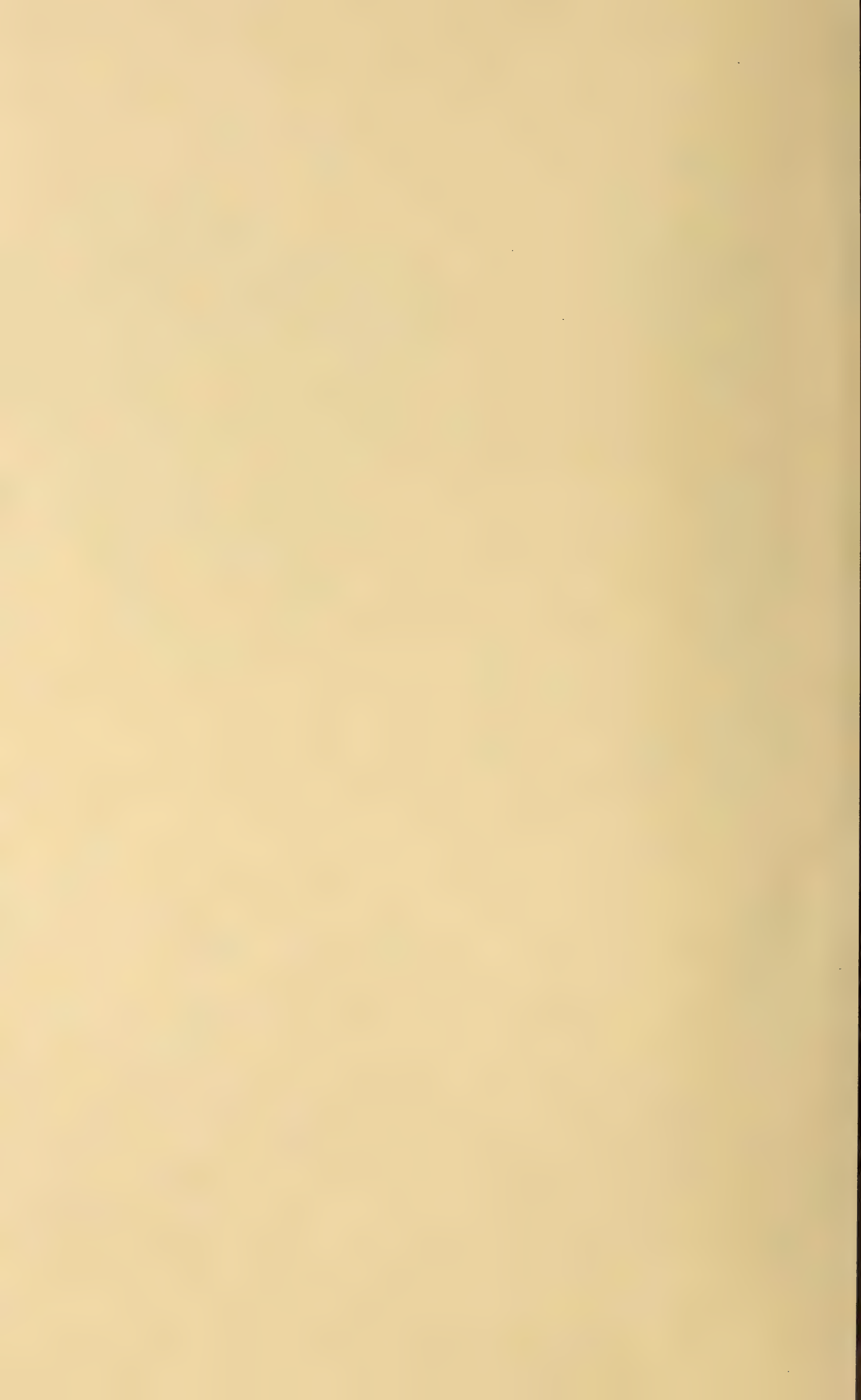
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

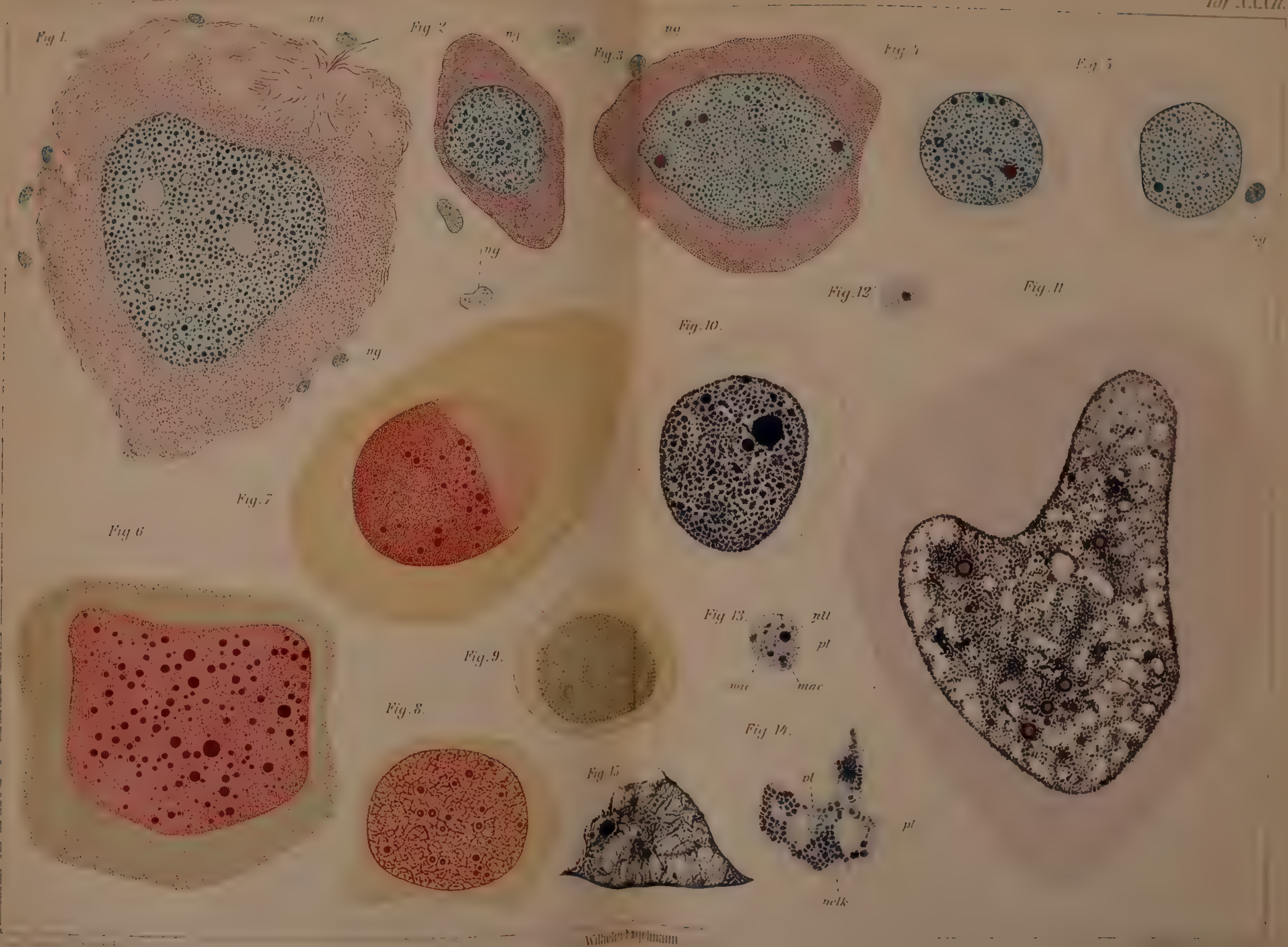


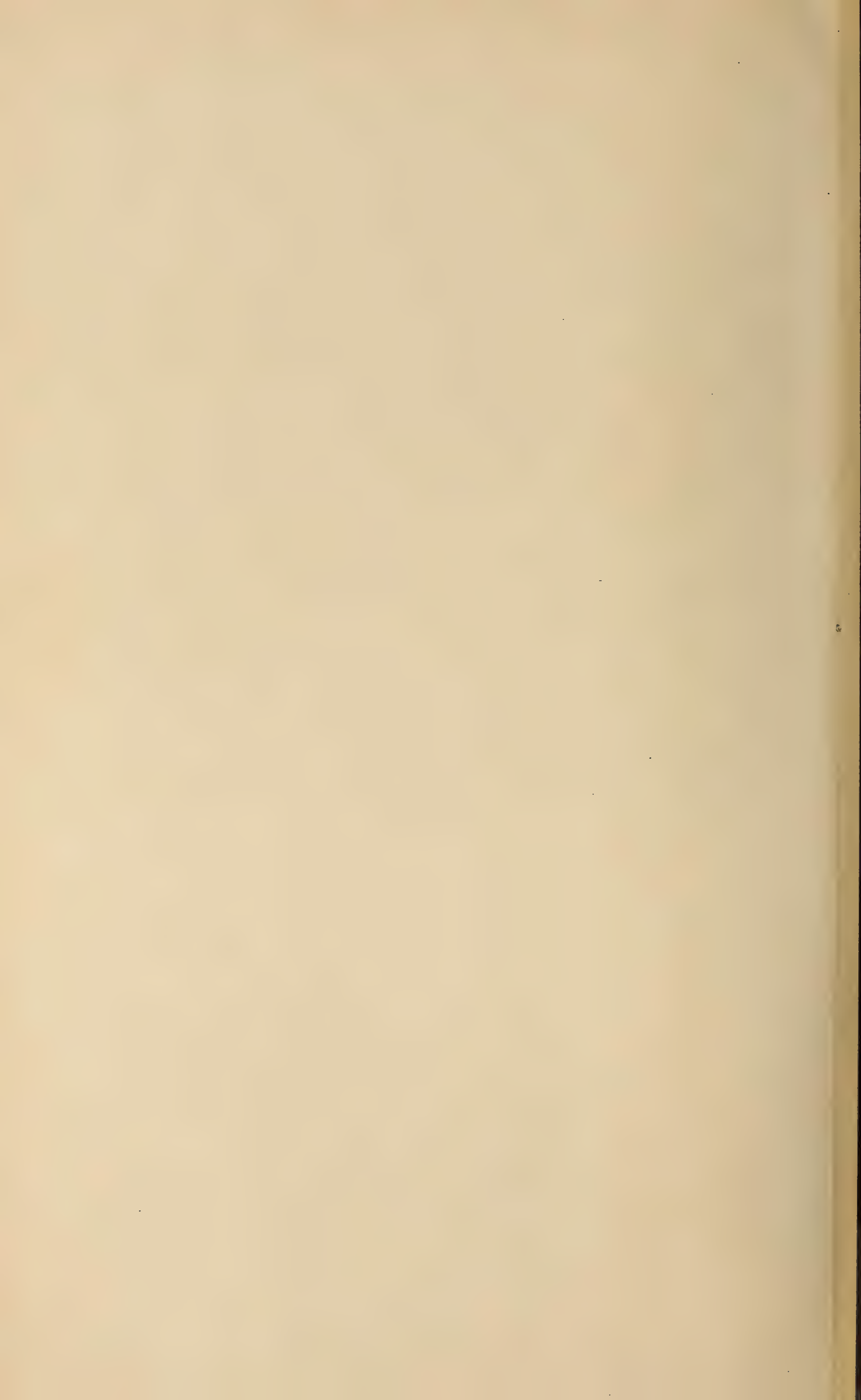



Fig. 1.
ng
Fig. 2.
ng
Fig. 3.
ng
ng
Fig. 7.
Fig. 6.
Fig. 9.
Fig. 8.
Fig. 15.


ng
Fig. 5.
ng
Fig. 12.
Fig. 11.
Fig. 10.
Fig. 13.
nll
pl
mic
mac
Fig. 14.
pl
pl
nelk



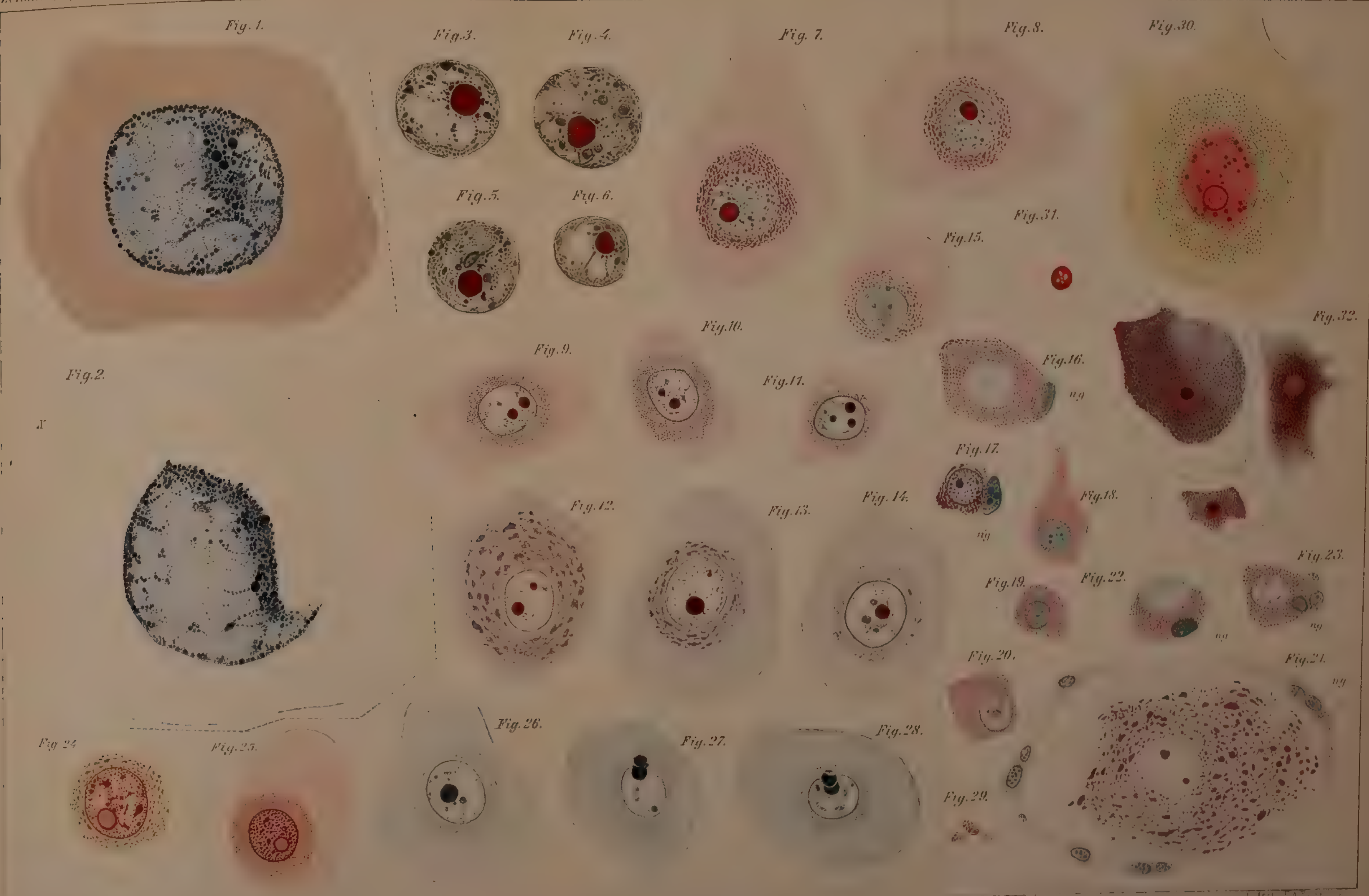

Fig. 1.
ng
Fig. 2.
ng
Fig. 3.
ng
Fig. 4.
Fig. 5.
Fig. 6.
Fig. 7.
Fig. 8.
Fig. 9.
Fig. 10.
Fig. 11.
Fig. 12.
Fig. 13.
pll
pl
mic
mac
Fig. 14.
pl
pl
nelk
Fig. 15.
Wilhelm Engelmann



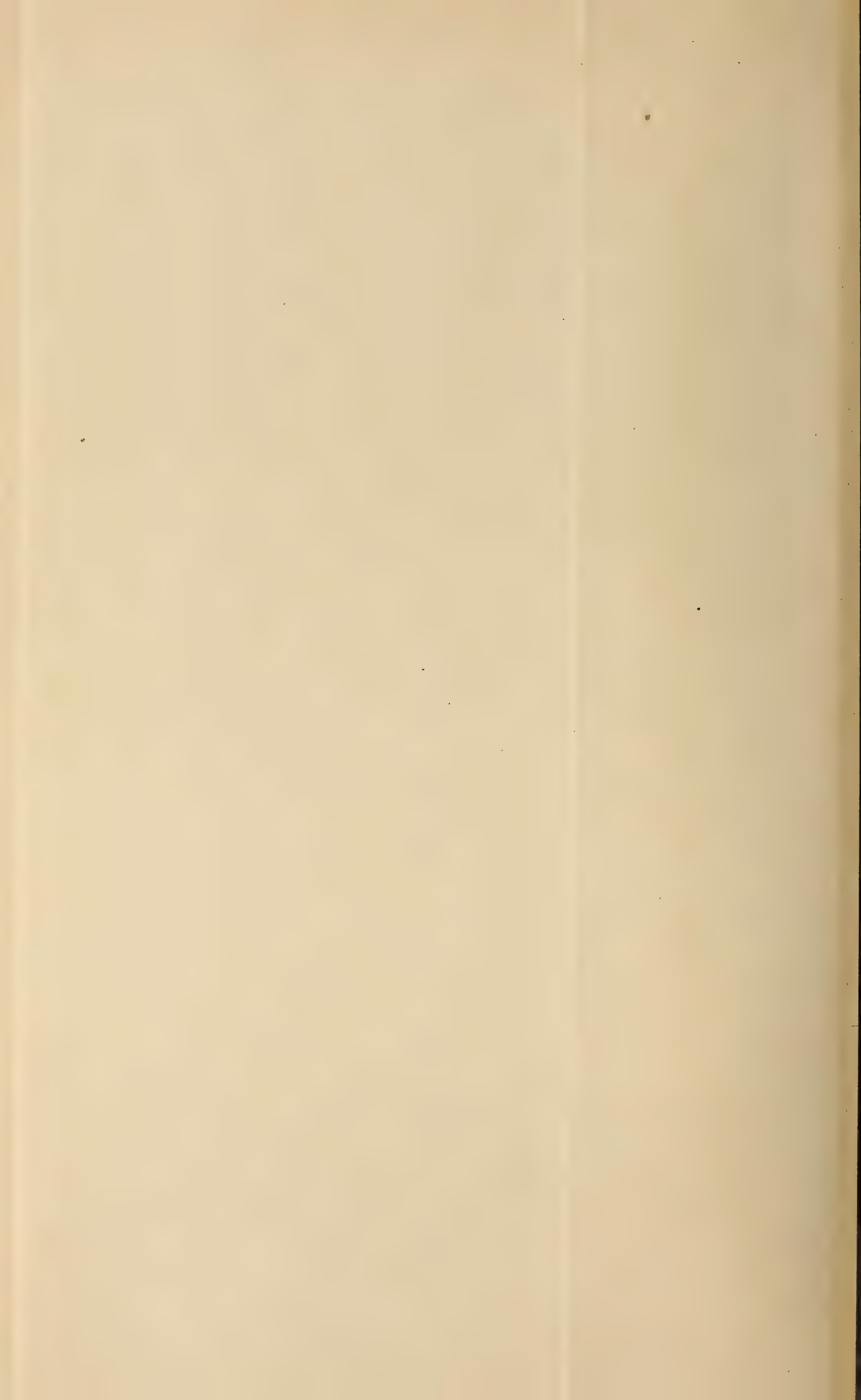


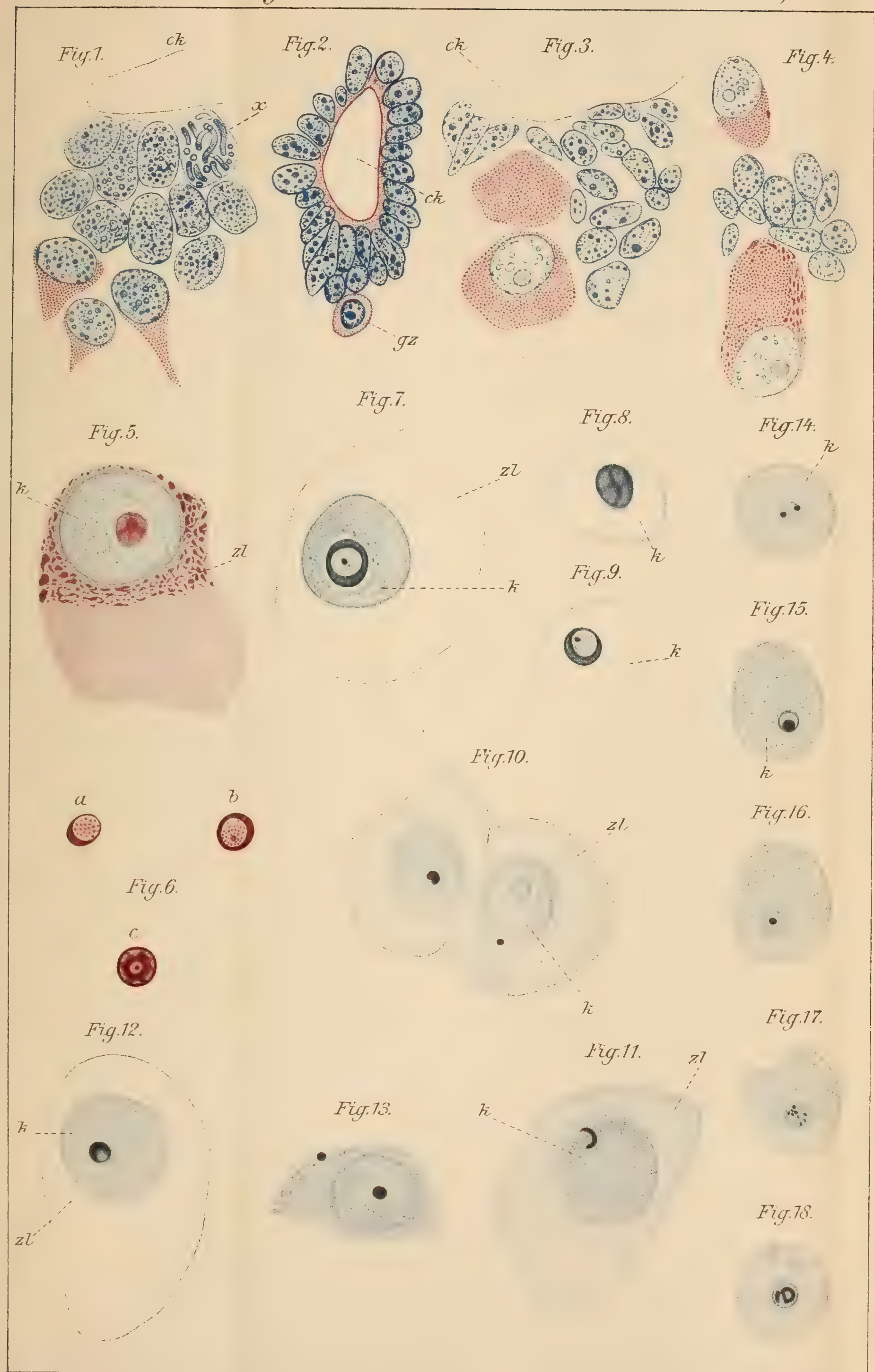
Lith. Anst. v. E. A. Funke



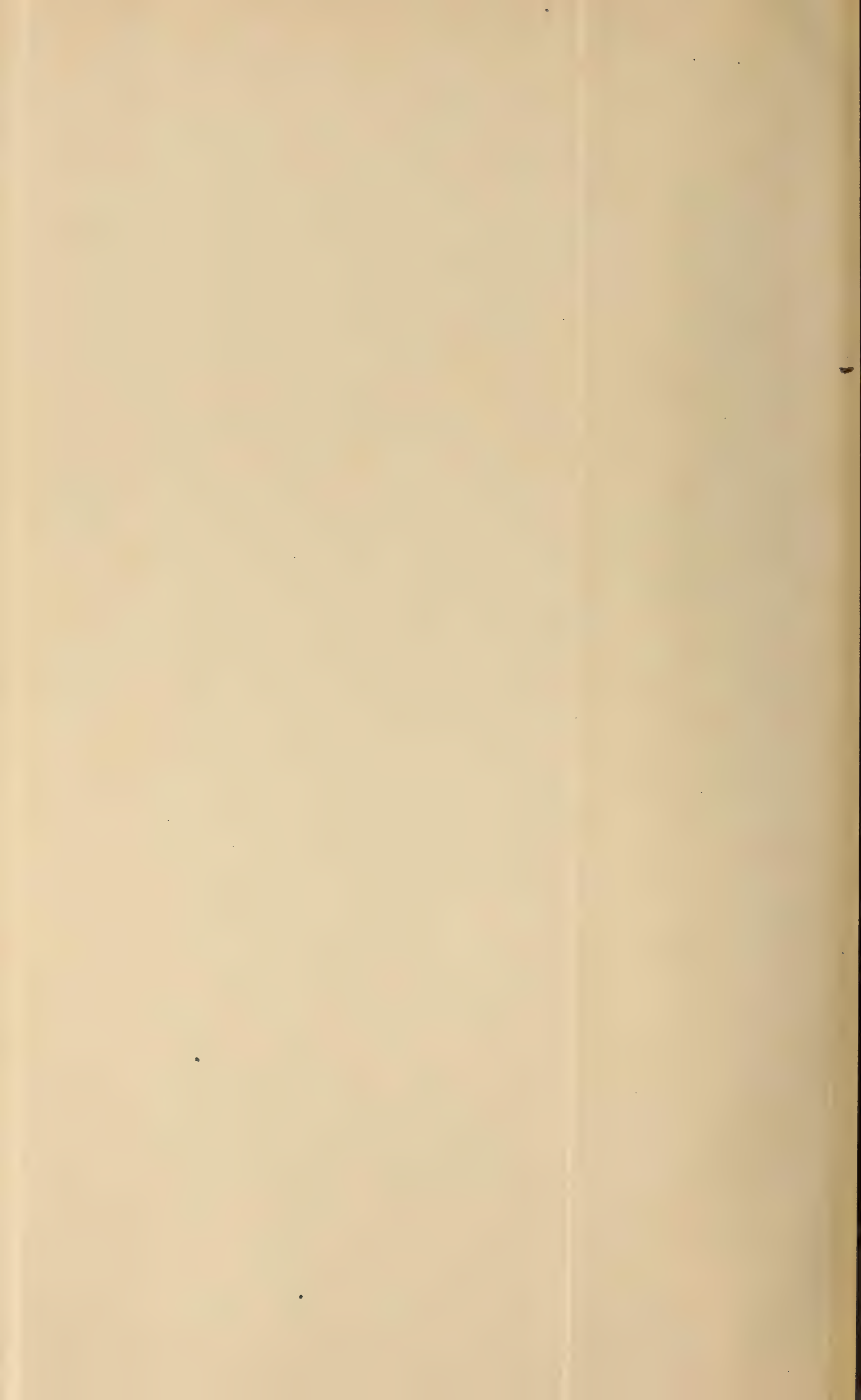


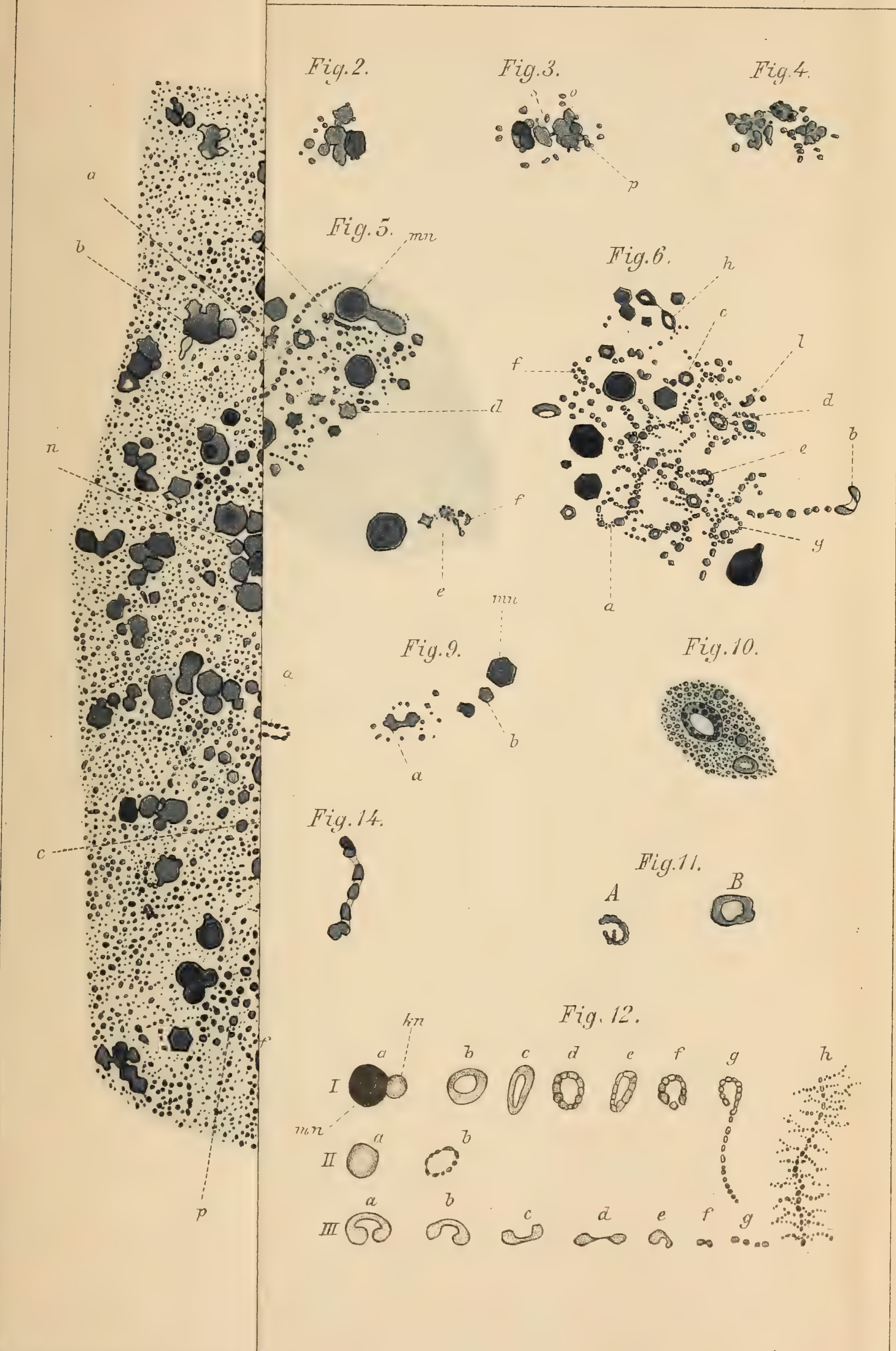
Wilhelm Engelmann in Leipzig





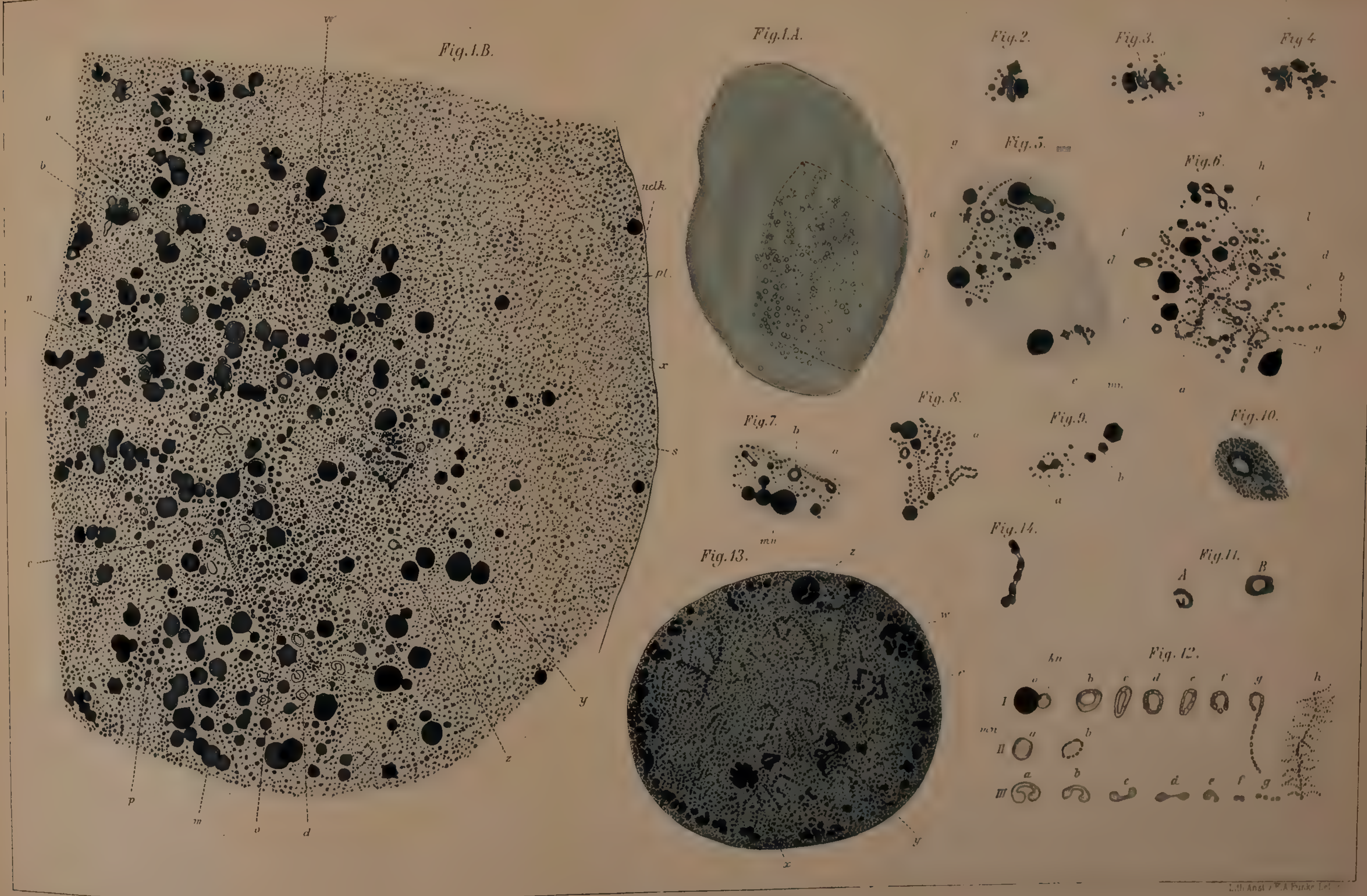
Paul Haschke et E. Rohde del.
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.





Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig





Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig



Fig. 1. Fig. 2. Fig. 10. Fig. 11.

Fig. 12.

Fig. 15.

g b h c a f e d

Fig. 21.

b e c d a

c

Fig. 18.

a b



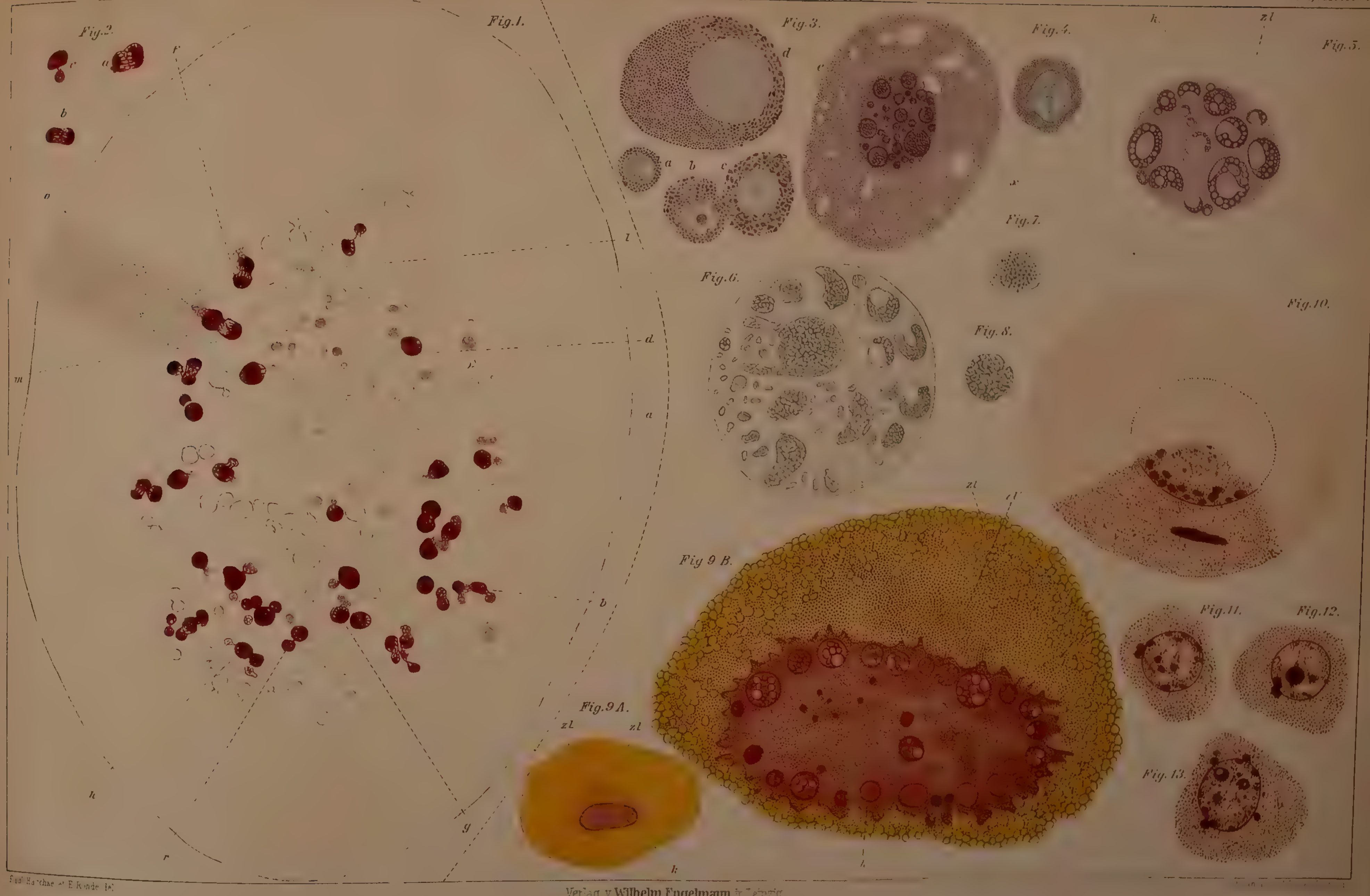


Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

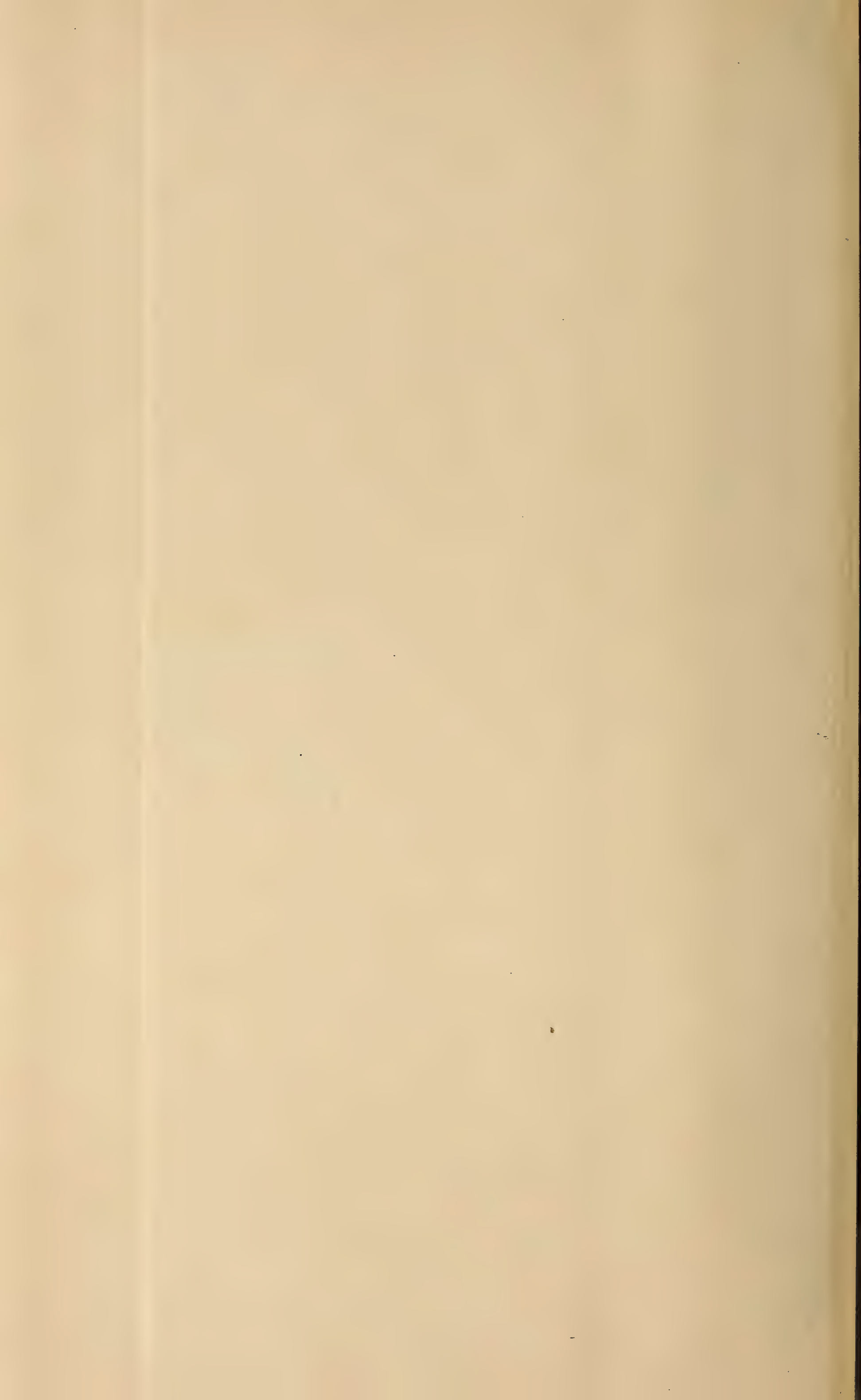


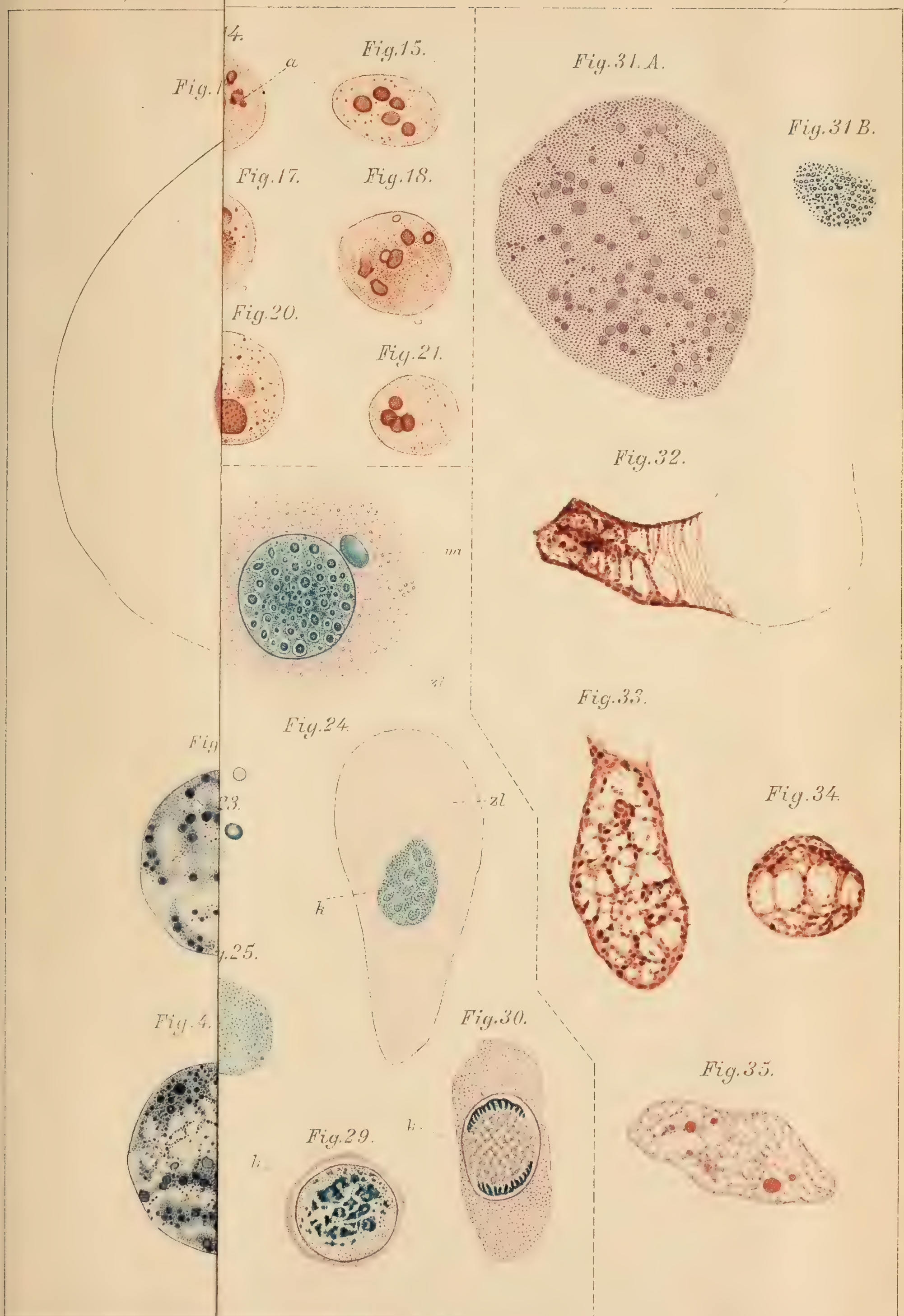

Fig. 4.
h
zl
Fig. 5.
b
x
o
Fig. 7.
Fig. 10.
Fig. 8.
m
zl
zl'
Fig. 11.
Fig. 12.
Fig. 13.
li





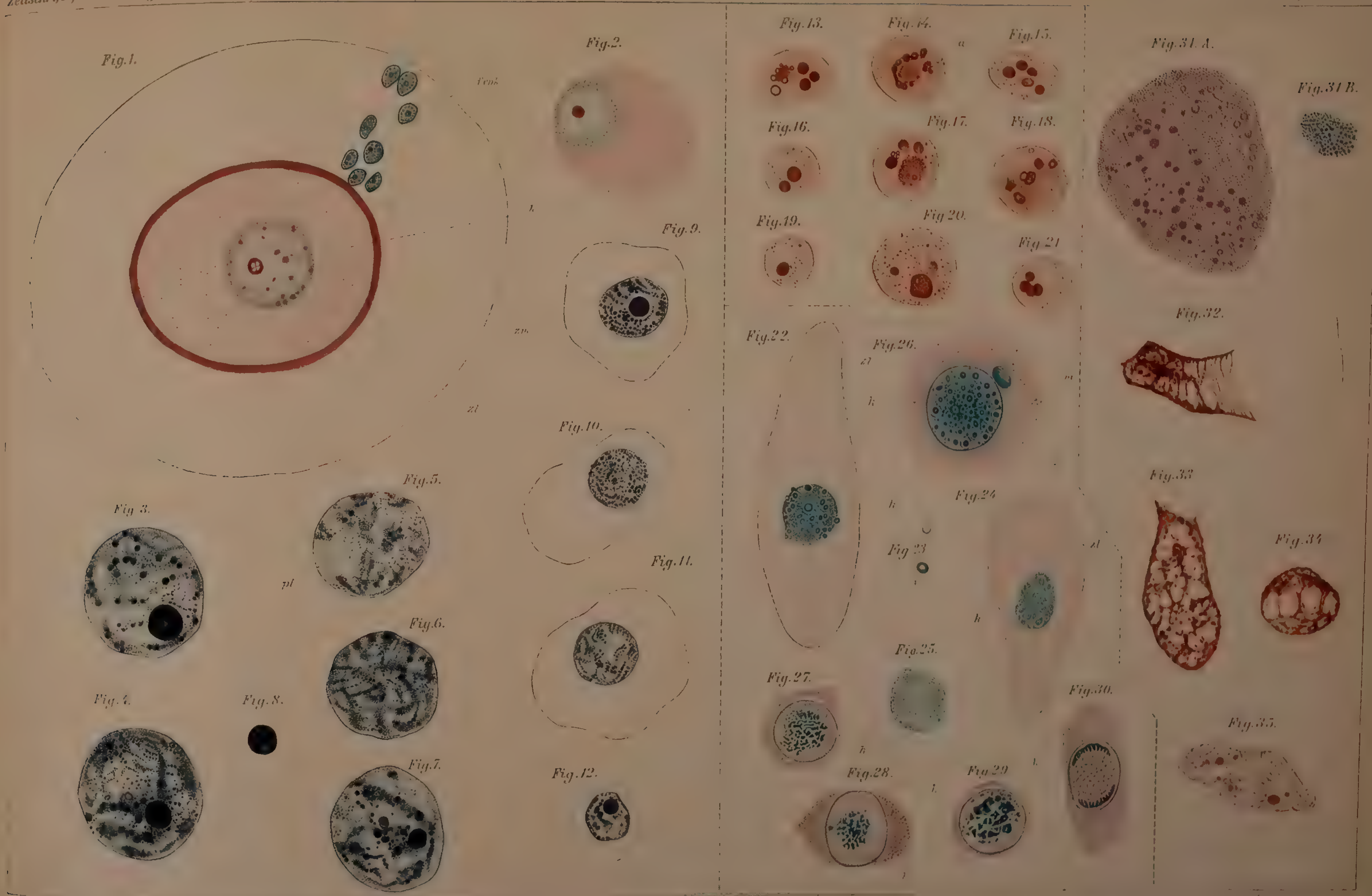
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig





Paul Kaschke et E. Rohde del.
Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig.

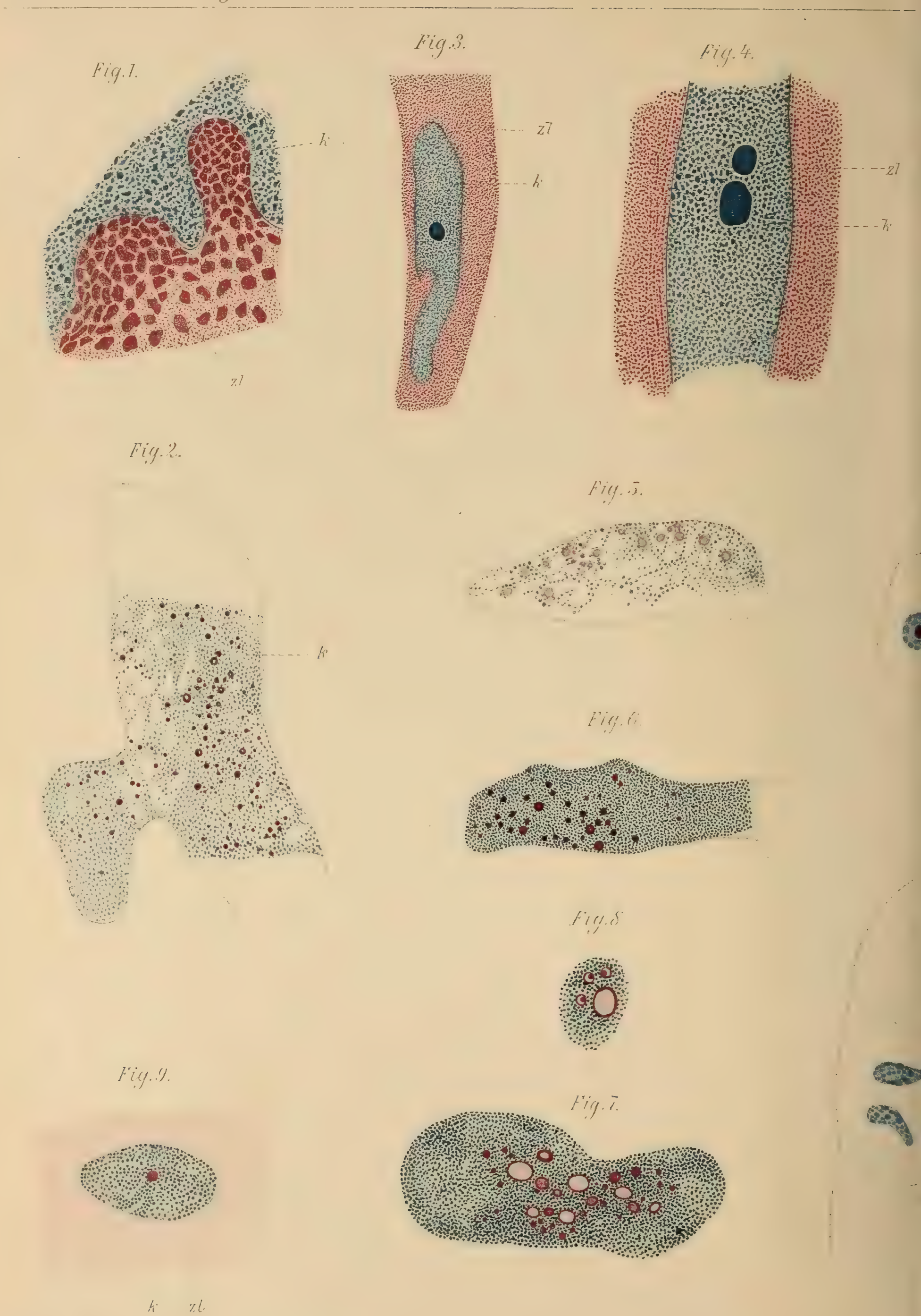


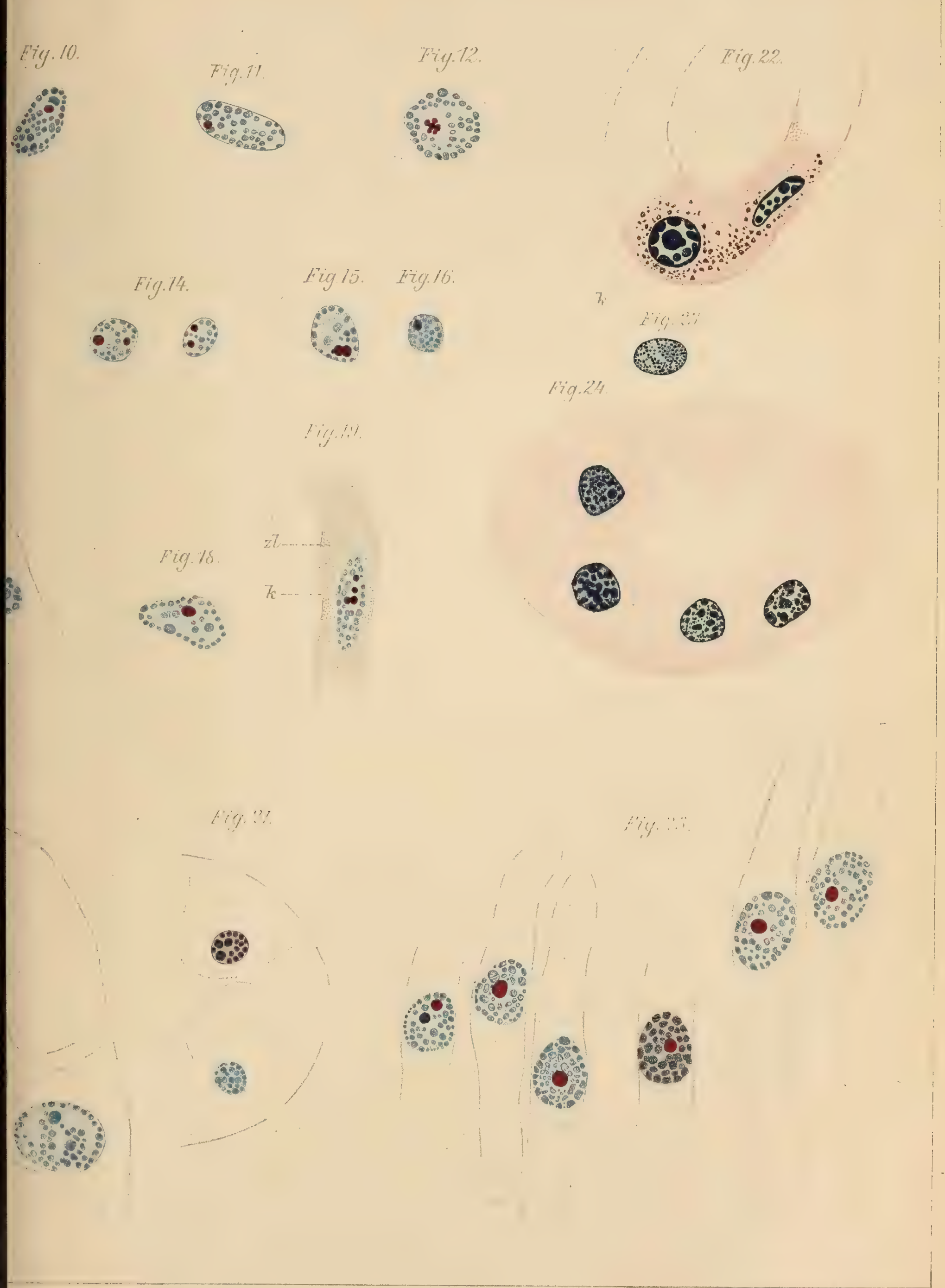


Wilhelm Engelmann






Fig.1.
k
zl
Fig.3.
zl
k
Fig.4.
zl
k
Fig.2.
k
Fig.5.
Fig.6.
Fig.8.
Fig.9.
Fig.7.
k
zl


Fig. 10.
Fig. 11.
Fig. 12.
Fig. 22.
Fig. 14.
Fig. 15.
Fig. 16.
k
Fig. 24.
zl
k
Fig. 18.

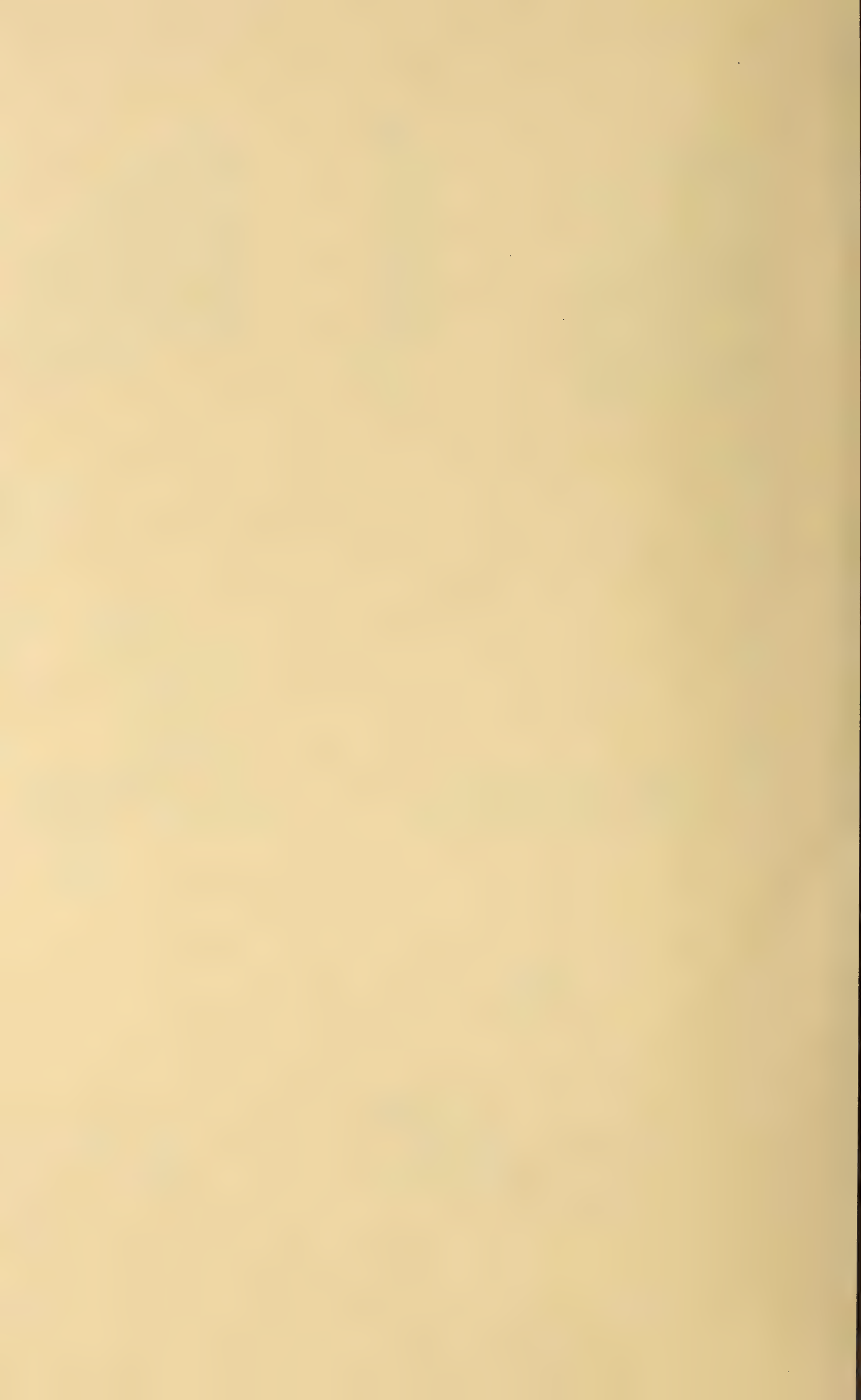
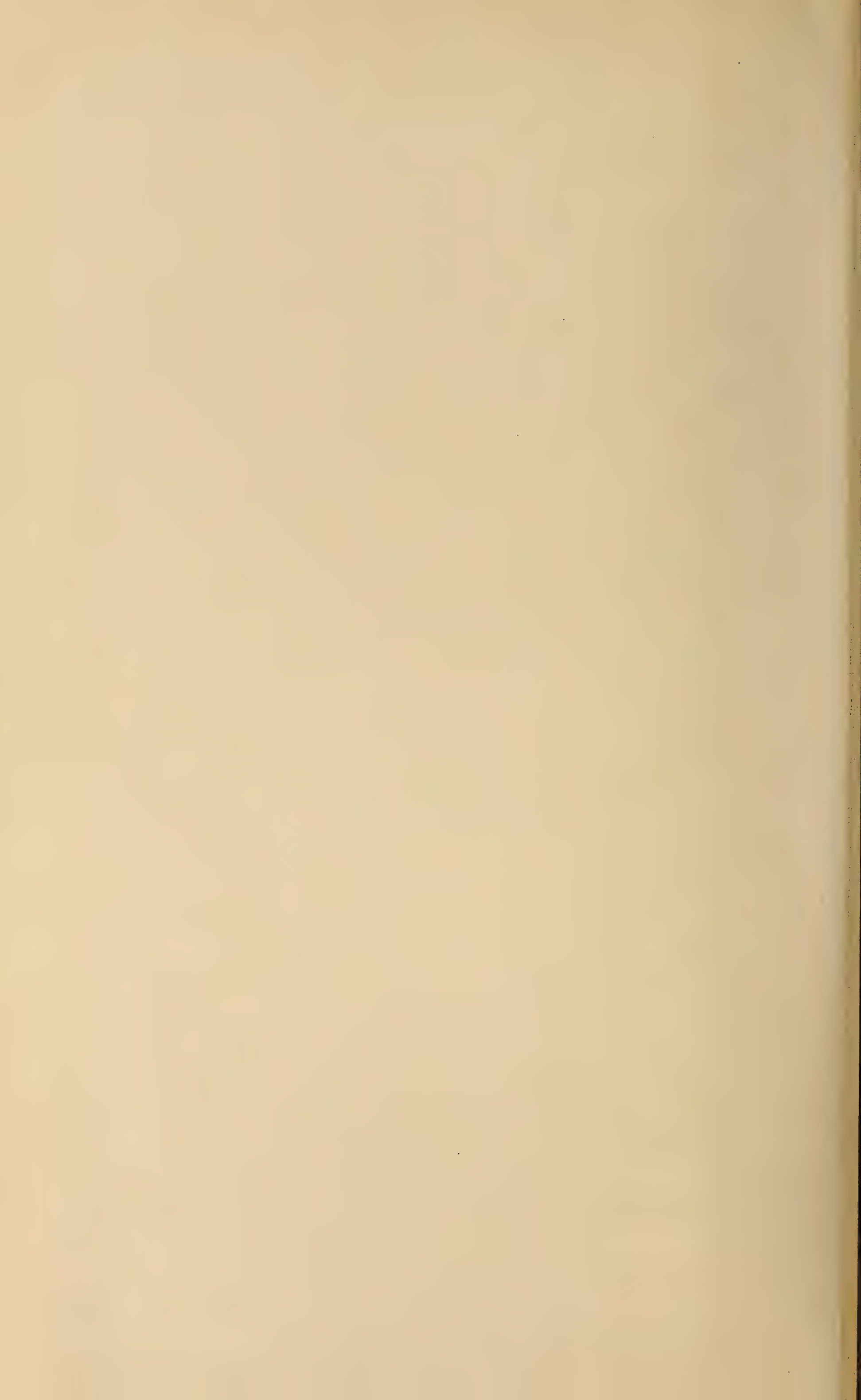
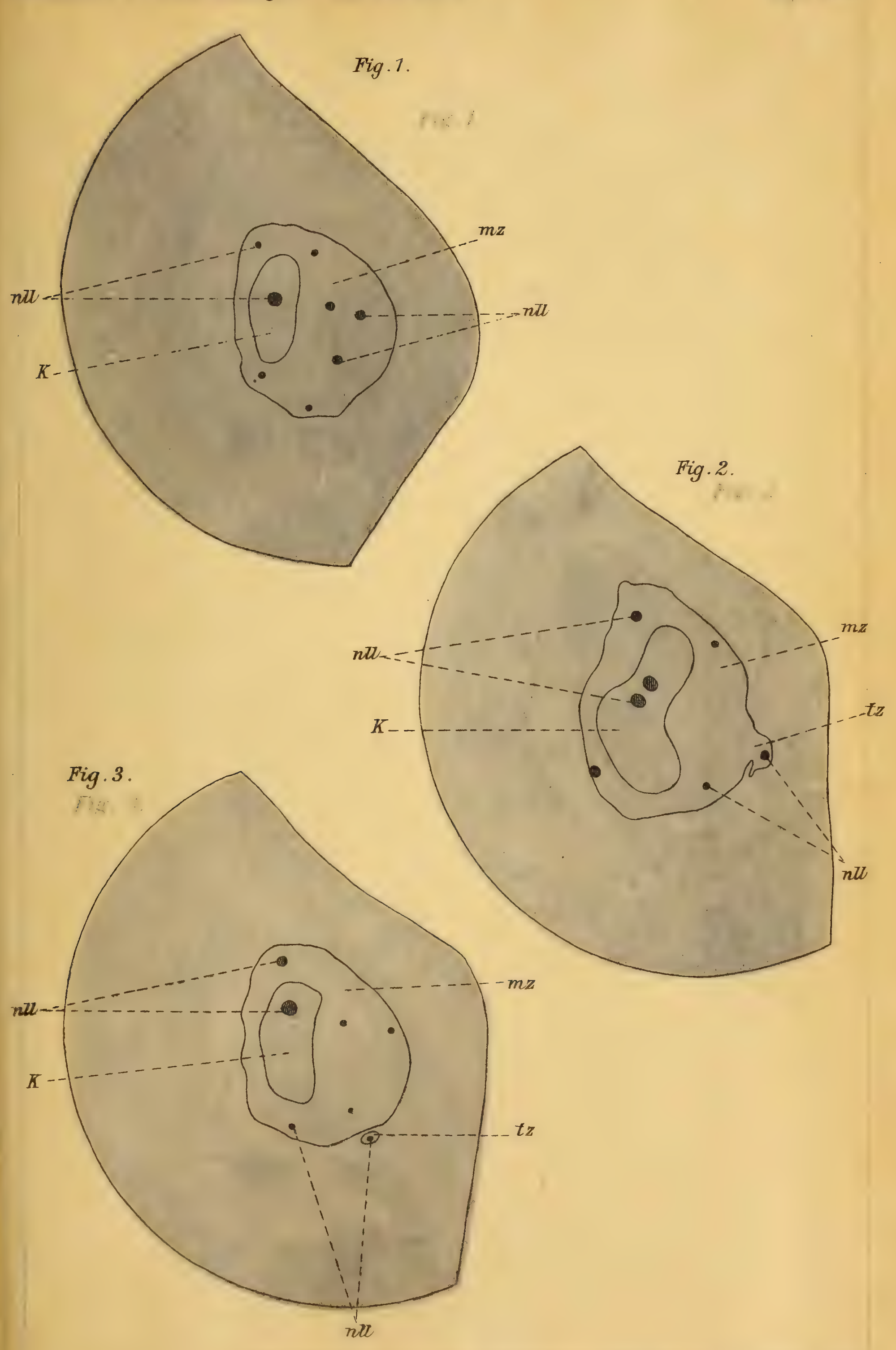


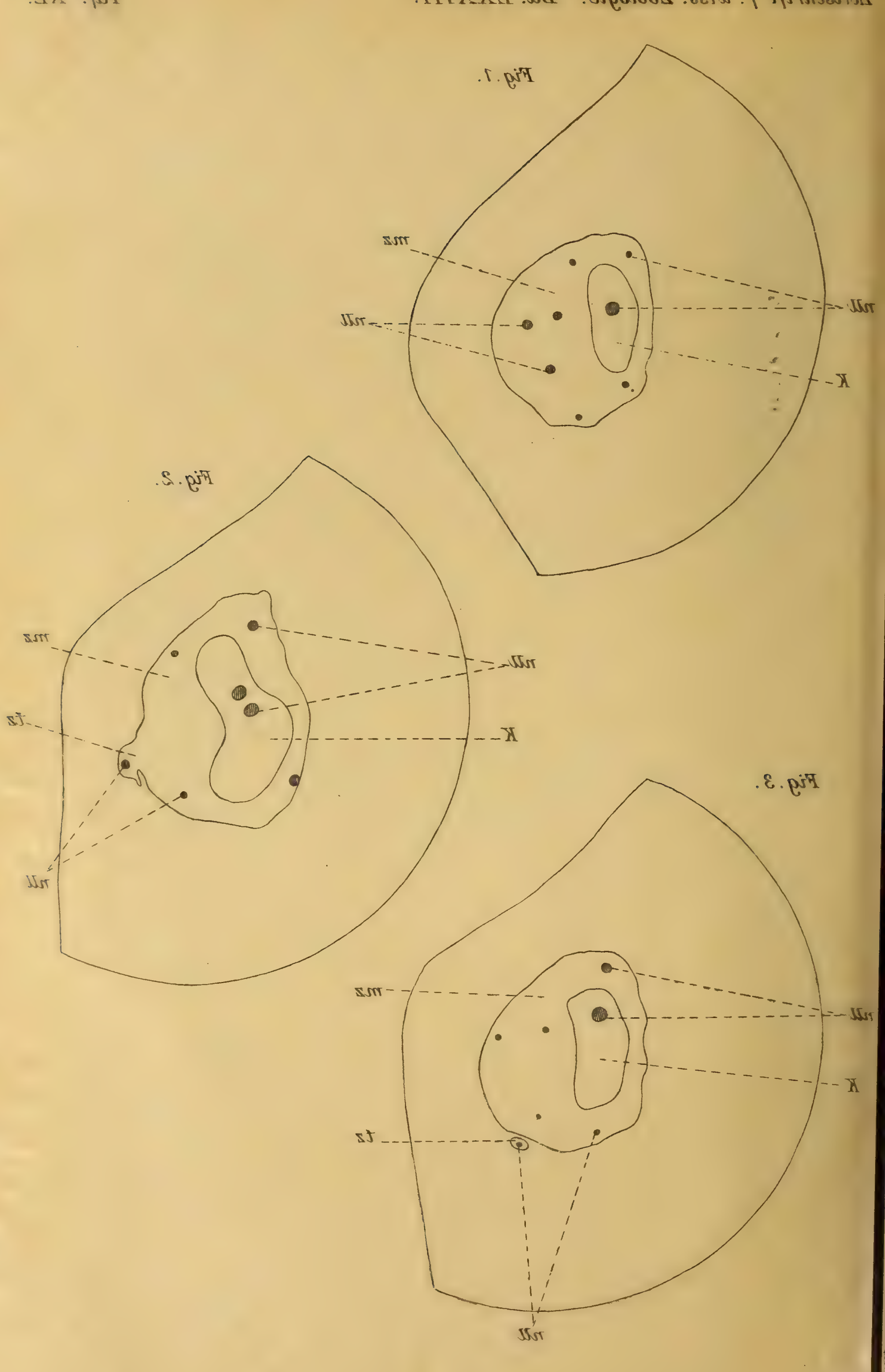

Fig. 1
Fig. 2.
Fig. 3.
Fig. 4.
Fig. 5.
Fig. 6
Fig. 7
Fig. 8
Fig. 9.
Fig. 11.
Fig. 14.
Fig. 15
Fig. 16.
Fig. 18
Fig. 19.
Fig. 21
Fig. 24
Fig. 25
k
zl

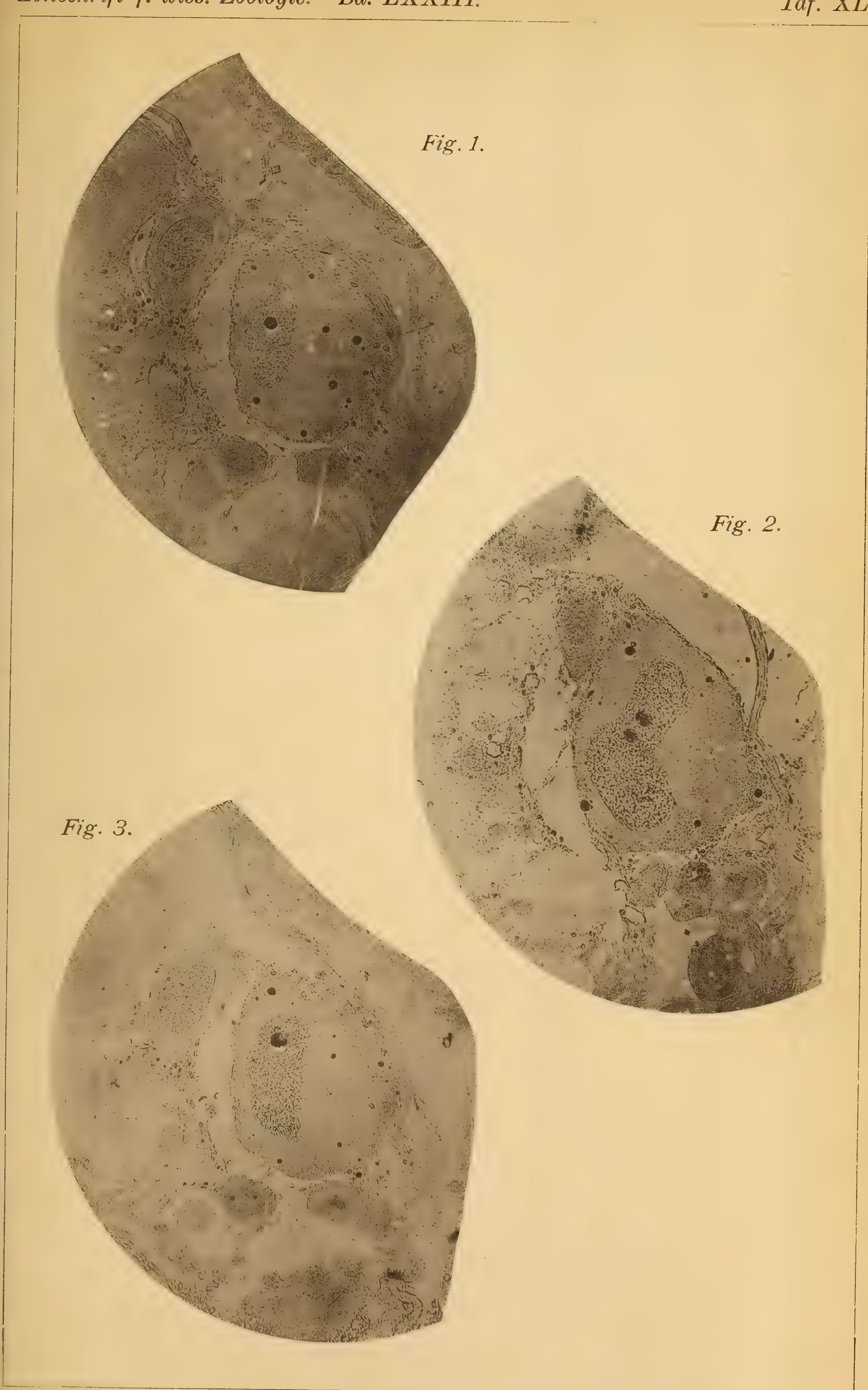




Lichtdruck von C. G. [illegible]

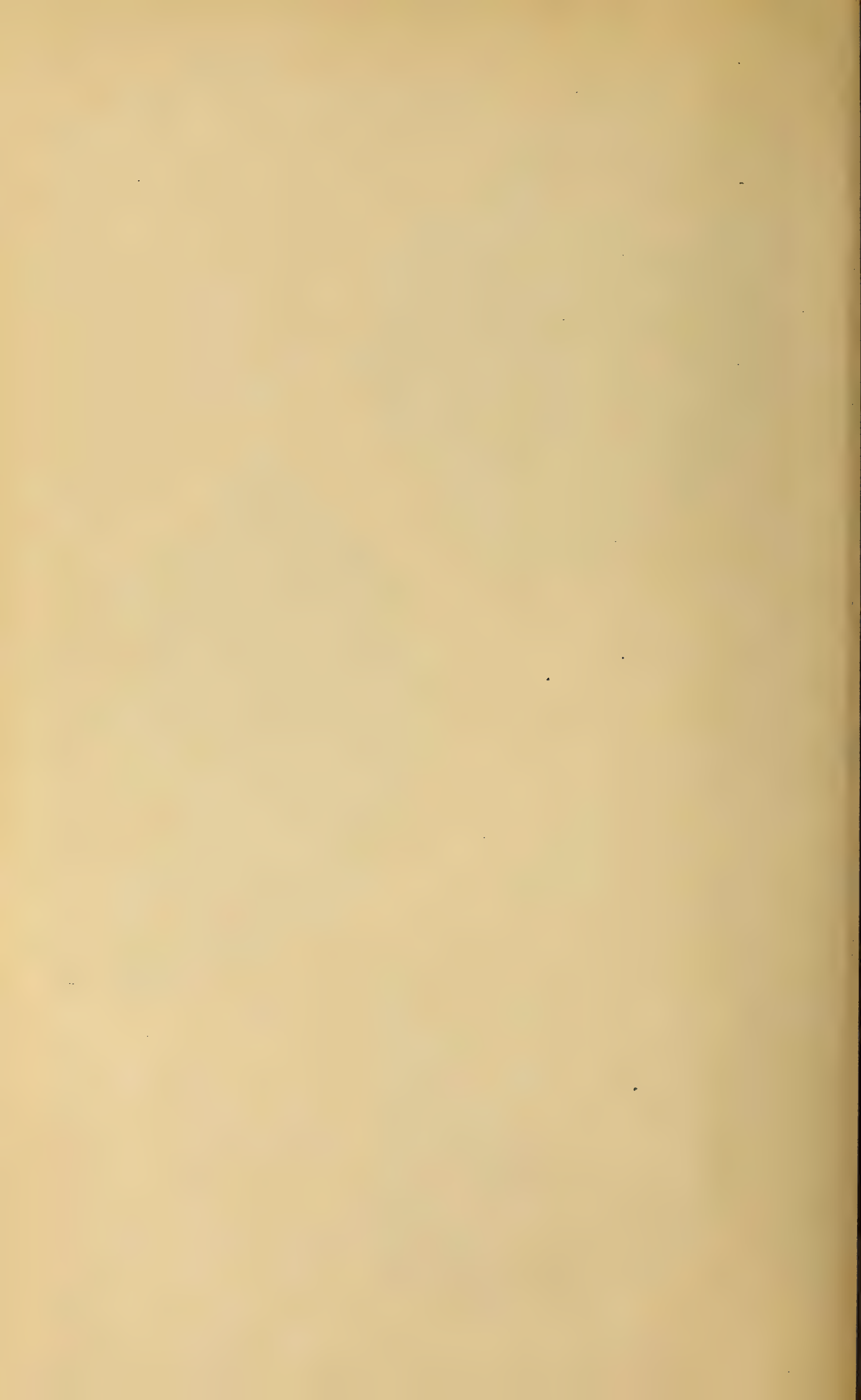
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.


Fig. 1.
mz
nll
nll
K
Fig. 2.
mz
nll
tz
K
nll
Fig. 3.
mz
nll
K
tz
nll



Lichtdruck von C. G. Röder, Leipzig.

Verlag von **Wilhelm Engelmann** in Leipzig.



Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und Albert v. Kölliker

herausgegeben von

Albert v. Kölliker und **Ernst Ehlers**

Professor a. d. Universität zu Würzburg — Professor a. d. Universität zu Göttingen

---

Dreiundsiebzigster Band

Erstes Heft

Mit 9 Tafeln und 5 Figuren im Text

LEIPZIG

Verlag von Wilhelm Engelmann

1902.

Ausgegeben den 2. December 1902.

Inhalt.

Mittheilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, dass die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschiebungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponirung der Zeichnungen ist darauf zu achten, dass der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Textfiguren bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung **Wilhelm Engelmann.** — Die Herausgeber **v. Kölliker. Ehlers.**

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Sonderabdrucke unberechnet. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Voraussetzung, dass sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Albert v. Kölliker
Professor a. d. Universität zu Würzburg

und

Ernst Ehlers
Professor a. d. Universität zu Göttingen

Dreiundsiebzigster Band

Zweites Heft

Mit 12 Tafeln

LEIPZIG

Verlag von Wilhelm Engelmann

1902.

Ausgegeben den 23. December 1902.

Inhalt.

Mittheilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, dass die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschiebungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponirung der Zeichnungen ist darauf zu achten, dass der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Textfiguren bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung
Wilhelm Engelmann.

Die Herausgeber
v. Kölliker. Ehlers.

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Sonderabdrucke unberechnet. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Voraussetzung, dass sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Albert v. Kölliker und **Ernst Ehlers**

Professor a. d. Universität zu Würzburg — Professor a. d. Universität zu Göttingen

---

Dreiundsiebzigster Band

Drittes Heft

Mit 10 Tafeln und 6 Figuren im Text

LEIPZIG

Verlag von Wilhelm Engelmann

1903.

Ausgegeben den 20. Januar 1903.

Inhalt.

Mittheilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, dass die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschiebungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponirung der Zeichnungen ist darauf zu achten, dass der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Textfiguren bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung **Wilhelm Engelmann.** — Die Herausgeber **v. Kölliker. Ehlers.**

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Sonderabdrucke unberechnet. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Voraussetzung, dass sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Albert v. Kölliker und **Ernst Ehlers**

Professor a. d. Universität zu Würzburg — Professor a. d. Universität zu Göttingen

Dreiundsiebzigster Band

Viertes Heft

Mit 9 Tafeln

LEIPZIG

Verlag von Wilhelm Engelmann

1903.

Ausgegeben den 31. März 1903.

Inhalt.

Mittheilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, dass die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschiebungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponirung der Zeichnungen ist darauf zu achten, dass der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Textfiguren bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung **Wilhelm Engelmann.** — Die Herausgeber **v. Kölliker. Ehlers.**

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Sonderabdrucke unberechnet. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Voraussetzung, dass sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

